VALTION MAATALOUSKOETOIMINNAN JULKAISUJA N:o 187
PUBLICATIONS OF THE FINNISH STATE AGRICULTURAL RESEARCH BOARD No. 187

SOLANUM DEMISSUM LINDL. x *S. TUBEROSUM* L. (ROSAFOLIA)-RISTEYTYKSESTÄ POLVEUTUNEEN ERÄÄN F_1-YKSILÖN JÄLKELÄISKLOONEISSA TODETUSTA KASVULLISESTA MUUNTELUSTA

K. MULTAMÄKI
MAATALOUDEN TUTKIMUSKESKUS
Kasvinjalostuslaitos, Jokioinen

SUMMARY

INVESTIGATIONS ON THE VEGETATIVE VARIATION OBSERVED IN THE ASEXUALLY RAISED PROGENY OF AN F_1 PLANT DESCENDED FROM THE INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION *SOLANUM DEMISSUM* LINDL. x *S. TUBEROSUM* L. (ROSAFOLIA)

HELSINKI 1961

VALTION MAATALOUSKOETOIMINNAN JULKAISUJA N:o 187
PUBLICATIONS OF THE FINNISH STATE AGRICULTURAL RESEARCH BOARD No. 187

SOLANUM DEMISSUM LINDL. x *S. TUBEROSUM* L. (ROSAFOLIA)-RISTEYTYKSESTÄ POLVEUTUNEEN ERÄÄN F_1-YKSILÖN JÄLKELÄISKLOONEISSA TODETUSTA KASVULLISESTA MUUNTELUSTA

K. MULTAMÄKI
MAATALOUDEN TUTKIMUSKESKUS
Kasvinjalostuslaitos, Jokioinen

SUMMARY

INVESTIGATIONS ON THE VEGETATIVE VARIATION OBSERVED IN THE ASEXUALLY RAISED PROGENY OF AN F_1 PLANT DESCENDED FROM THE INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION *SOLANUM DEMISSUM* LINDL. x *S. TUBEROSUM* L. (ROSAFOLIA)

HELSINKI 1961

Received 16th November 1960

This Publication may be obtained from the Library of the Agricultural Recearch Centre, Tikkurila, Finland

Helsinki 1961. Valtioneuvoston kirjapaino

ALKULAUSE

Seuraavassa selostettava tutkimus liittyy osana Helsingin Yliopiston kasvipatologian laitoksen tutkimustyöhön, jonka tarkoituksena on selvittää *Solanum demissum* Lindl. ja *S. tuberosum* L.-lajien keskisistä risteytyksistä polveutuvien F_1-kloonien ominaisuuksia, lähinnä niiden perunaruton- ja hallankestävyyttä, fotoperiodisia ominaisuuksia sekä virustaudinkestävyyttä.

Yliopiston Viikin koetilalla kasvatetuissa eräissä F_1-klooneissa todettiin pysyvänluonteista kasvullista muuntelua, joka osittain johtui virustaudista, mutta pääasiassa näytti perustuvan somaattisiin mutaatioihin. Seuraavassa esitettävän työn tarkoituksena on ollut lähemmin tutkia todetun muuntelun laatua ja syitä. Tätä varten perustettiin Viikissä v. 1954 kenttäkoe, jossa seurattiin yhdeksän F_1-kloonin kasvua sekä tehtiin niistä erilaisia havaintoja, määrityksiä ja mikroskooppisia tutkimuksia. Klooneissa todettujen muutosten luonnetta selvitettiin myös takaisinristeytyksillä. Vuosina 1958—59 tätä tutkimustyötä on jatkettu Jokioisissa Maatalouden Tutkimuskeskuksen kasvinjalostuslaitoksella sen toimintasuunnitelmaan kuuluvana työnä varsinaisten jalostustehtävien ohella.

Kasvipatologian laitoksen esimies, professori ONNI POHJAKALLIO on esittänyt minulle tämän tutkimusaiheen, seurannut työtäni alusta alkaen ja antanut sen kestäessä arvokkaita neuvoja. Hän ja professori ESKO SUOMALAINEN ovat tarkastaneet käsikirjoituksen ja tehneet siihen monia varteen otettuja huomautuksia. Heille kummallekin haluan lausua parhaat kiitokseni.

Kiitän myös virkatovereitani professori VILHO A. PESOLAa sekä maistereita ONNI POHJANHEIMOa ja OIVA INKILÄÄ, joilta olen saanut apua ja neuvoja työni kuluessa.

Maisteri SIMO ANTILA on tutustunut koetulosten tilastomatemaattisessa käsittelyssä käyttämiini laskumenetelmiin sekä antanut niitä koskevia neuvoja. Käsikirjoituksen suomenkielisen asun on tarkastanut maisteri OSMO NIKANNE. Englanninkielisen käännöksen on tarkastanut miss HELEN M. TURNBULL. Saamastani avusta esitän heille kiitokseni.

Jokioisissa helmikuun 11. päivänä 1961.

K. Multamäki

SISÄLLYS

I. JOHDANTO

Monet perunalajit ovat suhteellisen helposti keskenään risteytettävissä (vrt. mm. SWAMINATHAN ja HOWARD 1953, HAWKES 1958). Näitä risteytyksiä on suoritettu varsinkin kasvinjalostustyössä. Tällöin on tarkoituksena ollut lähinnä kehittää lajikkeita, joissa viljellyn perunan edullisiin ominaisuuksiin liittyisi luonnonvaraisten perunalajien hallan- ja perunaruton-kestävyyttä.

Meksikosta ja Guatemalasta kotoisin oleva *Solanum demissum* Lindl. on tärkein lajinristeytyksiin käytetty luonnonvarainen peruna. Sen merkitystä risteytysvanhempana valaisevat eräät Rossin (1958 a, s. 47) esittämät tiedot. Niiden mukaan koko maailmassa oli laskettu kauppaan kaikkiaan 89 *demissum* -risteytyksistä polveutuvaa perunajalostetta ja saksalaisista lajikkeista 40 % sisälsi *demissum* -geenejä.

KLOTZSCH (Ref. REDDICK 1930, s. 989) on tiettävästi ensimmäisenä, jo 1800-luvun puolivälissä, risteyttänyt keskenään *S. demissumin* ja *S. tuberosumin*. Tämä, samoin kuin muutkin perunalajien keskiset risteytykset, sai kuitenkin viime vuosisadalla osakseen vain vähän huomiota. Sen sijaan tällä vuosisadalla ja varsinkin 1920-luvulta lähtien risteytyksiä on suoritettu hyvinkin runsaasti (mm. LEHMANN 1938, RUDORF 1954).

S. demissum ja *S. tuberosum* -lajien keskisestä risteytyksestä saadun F_1-sukupolven kasveilla on eräitä ominaisuuksia, jotka pilaavat niiden viljelyarvoa. Sellaisia ovat varsinkin pitkärönsyisyys ja mukulan epätyydyttävä muoto (mm. REDDICK 1934, RUDORF ja SCHAPER 1951). Käyttökelpoisia jalosteita kehitettäessä on siksi ollut välttämätöntä suorittaa F_1-sukupolven takaisinristeytystä *S. tuberosum* -vanhempansa kanssa. Tästä syystä takaisinristeytyspolvien tutkimus on muodostunut jalostustyössä hyvin tärkeäksi (mm. REDDICK 1943).

Normaalisti on kaikilla saman perunakloonin yksilöillä identtinen periymä, minkä vuoksi kloonit — yhtäläisissä oloissa viljeltyinä — ilmiasultaan yleensä ovat hyvin yhtenäisiä. Silloin tällöin klooneissa kuitenkin ilmenee erilaisia kasvullisia muutoksia. Tämä johtuu monista tekijöistä. Kasvun ja kehityksen tilapäiseen muunteluun saattavat olla syynä esim. varastoinnissa, idätyksessä ja kasvualustassa esiintyneet erilaisuudet (vrt. mm. RUDORF 1958, s. 136). Pysyviä kasvullisia muutoksia aiheuttavat puolestaan virukset ja somaattiset mutaatiot (mm. HEIKEN 1958, 1960).

Perunaa viljeltäessä todetaan sen usein »taantuvan». Tämä ilmenee erilaisina ja eriasteisina morfologisina ja kehityksen rytmin muutoksina sekä useimmiten siten, että lajikkeen sato jää normaalia pienemmäksi. SALAMANin (1926, s. 12) mukaan perunan taantumisilmiö on ollut tunnettu jo ainakin 1700-luvun loppupuolelta lähtien. Sen syytä ei opittu pitkään aikaan tuntemaan, vaan luultiin taantumisen johtuvan perunalajikkeiden luonnollisesta vanhenemisesta. Vasta vajaat puoli vuosisataa sitten on osoitettu, että taantumisen syynä — ainakin pääasiassa — on virusinfektio (vrt. mm. WHITEHEAD ym. 1945, s. 244). Nyttemmin on perunan, samoin kuin monien muidenkin viljelykasvien viroosien tutkimus paisunut jo huomattavan laajaksi (vrt. mm. SMITH 1957, ROSS 1958 b).

Somaattisia mutantteja on perunassa, kuten eräissä toisissakin kasvullisesti lisättävissä viljelykasveissa, havaittu suhteellisen runsaasti (vrt. mm. DORST 1924, ROEMER ja RUDORF 1958, s. 465). *S. tuberosum*in somaattisia mutaatioita selostaessaan FRUWIRTH (1925, 1929) mainitsee niiden kohdistuvan kasvin kaikkiin osiin ja sen erilaisiin ominaisuuksiin. Muutamissa tapauksissa on samasta mukulasta kehittyneissä eri perunayksilöissä havaittu tapahtuneen erilaisia mutaatioita. Mutaatioiden määrän on todettu vaihtelevan huomattavasti eri perunalajikkeissa. Mutatoituneen ominaisuuden on havaittu eräissä tapauksissa palautuneen alkuperäiseksi. Toisinaan taas on somaattisesta mutantista saattanut toisen mutaation johdosta syntyä vielä uudenlainen muuttumakasvi.

Perunan somaattisia mutantteja on tunnettu jo kauan. Vuodelta 1841 on säilynyt maininta, että eräässä Lancashiressä viljellyssä vaaleamukulaisen Kemp's potato -perunan yksilössä oli muodostunut myös punaisia mukuloita. Näitä lisäämällä oli saatu kantamuotoa satoisampi Taylor's Forty-Fold -lajike (DARWIN 1868, s. 385). Uusia havaintoja tämänkaltaisista mutanteista on sittemmin tehty jatkuvasti. Varsinkin viime vuosina näyttää kiinnostus niitä kohtaan kasvaneen huomattavasti. Tähän on ilmeisesti ollut syynä perunan mutanttien lisääntynyt merkitys kasvinjalostustyössä (mm. MILLER 1954) sekä tehostunut perunan virustautien tutkimus (mm. SWAMINATHAN ja HOWARD 1953, HEIKEN 1958, 1960).

Selostettavana olevassa työssä on tutkittu F_1-klooniaineistoa, joka polveutui *S. demissum* × *S. tuberosum* (Rosafolia) -risteytyksestä. Tutkimuksen tarkoituksena on ollut selvittää lähemmin sanotussa aineistossa todettua pysyvänluonteista kasvullista muuntelua. Keskeisenä tehtävänä tässä työssä on ollut eritellä sekä muunnekloonien kehityksen rytmiä ilmentäviä ominaisuuksia että niiden morfologisia erikoispiirteitä; samalla tutkittiin, minkä ominaisuuksiensa perusteella eri kloonit poikkesivat merkitsevästi toisistaan. Edelleen on pyritty selvittämään, milloin muuntelu on johtunut virustaudeista sekä missä tapauksissa se on aiheutunut somaattisista mutaatioista. Niin ikään on vertailtu keskenään kummastakin edellä mainitusta syystä johtuneiden muunteluilmiöiden luonnetta.

II. TUTKIMUSAINEISTO

Tutkitut F_1-kloonit polveutuivat Helsingin Yliopiston kasvipatologian laitoksella Viikissä v. 1947 suoritetusta risteytyksestä, jossa *Solanum demissum* pölytettiin Rosafolia -perunalla (vrt. Pohjakallio 1951). Emikasvivanhempana käytetty *demissum* -kanta oli saatu Hankkijan kasvinjalostuslaitokselta Tammistosta, jonne sen siementä oli tuotu Hiipinän kasvinjalostuslaitokselta Kuollan niemimaalta v. 1934 (vrt. Viirilä 1949).

Pitkän päivän olosuhteissa *S. demissum* -emikasvivanhemman varsisto kasvoi reheväksi ja sen kukinta oli runsasta. Kukat olivat väriltään sinivioletteja. Mukuloita *S. demissum* muodosti vain lyhyen valojakson olosuhteissa. Nämä olivat pintaväritykseltään vaaleita, jollaisina ne myös pysyivät niitä pimeässä säilytettäessä. Mukuloita valossa pidettäessä alkoi niiden pintaan kuitenkin ilmestyä violetin värisiä täpliä, jotka lopulta muodostivat lähes yhtenäisen sinipunaisen värityksen. Mukulat olivat pyöreitä, usein kyhmyisiä.

Rosafolia (Ruusulehti) on Pommersche Saatzucht -Gesellschaftin v. 1928 kauppaan laskema, Centifolia × Parnassia -risteytyksestä polveutuva jaloste (vrt. Sauli 1946, s. 53). Rosafolian kukinto on runsaskukkainen, väriltään tumman sinipunainen. Sen soikeanpyöreät mukulat ovat vaalean punaisia. Varsisto on keskinkertaisen matala, runsaasti haaroittuva sekä lehtevä. Rosafolia on eri puolilla Suomea suoritetuissa kenttäkokeissa osoittautunut varsin satoisaksi lajikkeeksi (vrt. Sauli 1946, s. 59).

V. 1948 istutettiin koekentälle 100 F_1-sukupolven siementainta. Vain seitsemään yksilöön muodostui mukuloita. Näistä mukuloista säilyi talven yli ainoastaan kolme; nämä istutettiin koekentälle keväällä 1949. Syksyllä 1949 otettiin näistä talteen vain sinipunamukulaisen yksilön 556_1 sato. Tämän yksilön mukuloita istutettiin keväällä 1950 neljään koeruutuun (241—244, taulukko 1), kuhunkin 6 mukulaa.

Kasvukauden 1950 aikana havaittiin kolmessa koeruudussa (241, 242, 244) yksilöitä, joiden varsiston antosyaaniväritys oli vaaleampi kuin muiden. Satoa korjattaessa (2/9) todettiin, että 19 yksilön mukulat olivat sinipunaisia, siis samanvärisiä kuin istutusmukulat. Viiden yksilön mukulat sitä vastoin olivat pintaväritykseltään vaaleita; näistä neljän yksilön istutusmukulan voitiin vielä korjuuaikana todeta olevan väriltään sinipunainen.

Pian noston jälkeen havaittiin eräissä vaaleissa mukuloissa pieniä, vaalean violetteja laikkuja pääasiassa silmukuoppien läheisyydessä. Valossa alkoivat kaikki vaaleat mukulat vähitellen muuttua violeteiksi ja olivat viikon valokäsittelyn jälkeen täysin sinipunaisia. Pimeässä pidetyt vaaleapintaiset mukulat sitä vastoin pysyivät vaaleina.

Kun F_1-sukupolvessa näytti esiintyvän runsaasti muutakin kasvullista muuntelua, ryhdyttiin kasvipatologian laitoksessa tutkimaan tätä ilmiötä

Taulukko 1. Yhdeksän tutkitun F_1-kloonin (SP 1 — V 5) kasvullinen polveutuminen; koeruudut peräkkäisinä vuosina. SP = sinipunainen, V = vaalea mukula. Alanumero osoittaa, miten monta yksilöä kloonista on korjattu käytettäväksi istutusperunana seuraavana keväänä

Table 1. The vegetative descent of the nine F_1 clones studied (SP 1 — V 5); the experimental plots in successive years. SP = purple tuber, V = white tuber. The index denotes the number of potato plants harvested from the clone concerned in order to use their yield as setting tubers the following spring

1949	1950	1951	1952	1953	1954	Klooni *Clone*
Kantayksilö	241 SP_3	1391 SP_1	1400 SP_1	1418 SP_4	577—582 SP	= SP 1
556_1 SP	242 SP_5	1393 SP_3	1411—13 SP_3	1424 -26 SP_9	583 -588 SP	= SP 2
Original plant	243 SP_6	1394 SP_1	1414 SP_1	1427 SP_4	589—594 SP	= SP 3
	244 SP_5	1396 SP_1	1426 SP_1	1441 SP_4	571 576 SP	= SP 4
		1390 V_1	1390 V_1	1409 V_4	595—600 V	= V 1
	241 V_1	1390 V_1	1391 V_1	1410 V_4	601—606 V	= V 2
		1390 V_1	1392 V_1	1411 V_4	607 -612 V	= V 3
	242 V_1	1392 V_4	1402—05 V_4	1419—22 V_{10}	613—618 V	= V 4
	244 V_1	1395 V_1	1423 V_1	1438 V_4	619—624 V	= V 5

lähemmin. Tutkimusaineistoon valittiin normaalin alkutyypin lisäksi siitä poikkeavia yksilöitä. Näitä sekä niistä polveutuvia jälkeläiskiooneja on sitten vertailtu keskenään (LAURILA 1957, POHJAKALLIO ym. 1957). V. 1951 tämä aineisto käsitti 278 perunayksilöä, v. 1952 tutkittiin 79 yksilöä ja seuraavana vuonna 47.

Tutkimuksia jatkettaessa perustettiin v. 1954 kenttäkoe, jossa vertailtiin toisiinsa yhdeksää perunakloonia; nämä kaikki olivat saman, v. 1949 koekentällä kasvaneen F_1-yksilön kasvullisia jälkeläisiä (taulukko 1). Tämän kantayksilön ominaisuuksista on tehty hyvin seikkaperäiset muistiinpanot. Tutkituista klooneista neljä muodosti sinipunaisia mukuloita: SP 1, SP 2, SP 3 ja SP 4. Ensin mainitun kloonin on epäilty saaneen virustartunnan jo ennen vuotta 1954; kloonin virustautisuus on sittemmin varmasti todettu (POHJAKALLIO ja KARHUVAARA 1960). SP 4 -klooni taasen oli mukulan ja kukan väriltään sekä yleiseltä kasvutavaltaan samanlainen kuin se F_1-yksilö (556_1/1949), josta kaikki tutkitut F_1-kloonit polveutuivat ja jonka kaltaisia useimmat F_1-kasvit olivat; se edusti näin ollen mutatoitumatonta alkutyyppiä. Vaaleamukulaisia klooneja oli kenttäkokeessa mukana viisi: V 1, V 2, V 3, V 4 ja V 5.

Virustaudittomissa F_1-kasveissa ilmenneiden pysyvänluonteisten muutosten laatua selvitettäessä pyrittiin mm. tutkimaan myös näiden kasvien hedelmöityksen tuloksena syntyneitä jälkeläisiä. F_1-kloonien siitepölysteriliteetin takia itsesiitosjälkeläisiä ei saatu kehitetyksi. Niinikään epäonnistuivat sellaiset risteytykset, joissa F_1-kasvien kukkien luoteille siirrettiin emikasvivanhemman, *S. demissum*in, taikka vaaleamukulaisten *S. tube-*

rosum -lajikkeiden (erityisesti Tammiston aikainen, Jaakko) siitepölyä. Sitä vastoin hedekasvivanhemmalla, Rosafolialla, suoritetut takaisinristeytykset onnistuivat suhteellisen helposti. Tutkimusaineistossa oli kaikkiaan yhdeksän sinipunamukulainen F_1-kasvi × Rosafolia -risteytyksestä polveutuvaa kloonia. Yksi ensimmäisen takaisinristeytyspolven klooni oli peräisin vaaleamukulainen F_1-kasvi × Rosafolia -risteytyksestä.

Ensimmäisen takaisinristeytyspolven klooneja tutkittaessa tyydyttiin vain tekemään havaintoja niiden morfologisista ominaisuuksista sekä vertailemaan niitä keskenään ja F_1-klooneihin. Niin ikään tutkittiin näiden kloonien somaattisia kromosomilukuja.

III. KLOONIEN KASVUN JA KEHITYKSEN VEGETATIIVINEN MUUNTELU

1. Kirjallisuuskatsaus

Perunan kasvussa ja kehityksessä ilmenevä pysyvänluonteinen, kasvullisesta sukupolvesta toiseen esiintyvä muuntelu saattaa johtua virustaudeista ja toisaalta somaattisista mutaatioista (vrt. sivu 7).

Perunan virustautien oireet ilmenevät hyvin vaihtelevina (mm. BODE 1958). Joissakin tapauksissa voivat virusten infektoimat kasvit näyttää aivan terveiltä. Usein niissä kuitenkin esiintyy morfologisia ja fysiologisia erikoispiirteitä, joiden perusteella sairaat yksilöt voidaan erottaa terveistä. Virustautisen perunan taudinkuva on riippuvainen, paitsi viruslajista, perunalajikkeesta, infektion ajankohdasta sekä siitä, onko kysymyksessä yksittäis- vai sekainfektio, myös huomattavassa määrässä abioottisista ympäristötekijöistä.

Eräissä tapauksissa saattavat viroottisissa perunoissa ilmenevät muutokset olla hyvin samanlaisia kuin somaattisten mutaatioidenkin aiheuttamat (vrt. mm. RIEMAN ym. 1951, HEIKEN 1958, 1960). Virustautisten yksilöiden lehdissä esiintyy toisinaan keltaisia tai vaalean vihreitä laikkuja, tai ovat lehdet normaalia tummemman vihreät. Joskus muodostuu lehtiin vaaleanvihreä tai keltainen reunus. Toisinaan taas kehittyy lehtiä, joiden lapa on yhtenäinen. Lehdet voivat myös olla muilla tavoin epämuotoisia. Varsiston väri saattaa muuttua kellanvihreäksi. Virustautisten yksilöiden mukulat ovat usein pienikokoisia; joissakin tapauksissa on todettu niiden värityksen ja muodon poikkeavan normaalista. Toisinaan koko kasvutyyppi muuttuu. Varsisto voi tällöin haaroittua runsaasti, minkä vuoksi perunayksilöt näyttävät pensasmaisilta. Kasvit saattavat joskus myös kääpiöityä. Virustautien on myös todettu — erityisesti silloin, kun niiden oireet ilmenevät hyvin

voimakkaina — jouduttavan perunan tuleentumista (vrt. mm. SALAMAN 1926, WHITEHEAD ym. 1945, ESBO ym. 1950, SMITH 1957, BODE 1958).

Erilaisia perunan kasvutyyppejä saattaa syntyä myös somaattisten mutaatioiden johdosta. Mutaation vaikutus ilmenee tällöin usean eri ominaisuuden muutoksina. Tunnetuimpia tällaisista somaattisista mutanteista ovat ns. jättiläiset (bolter, giant hill, Schosser, jätte).

Ensimmäisenä lienee perunan jättiläismutantin kuvannut von RYX (1918). Hän havaitsi Early Rose -lajikkeessa somaattisen mutantin, joka oli kantamuotoaan isompikokoinen, myöhäisempi ja rutonkestävämpi.

HEIKEN (1960) on muiden tutkijain ja itse tekemiensä havaintojen perusteella laatinut yhteenvedon jättiläismutanttien ominaisuuksia valaisevista tutkimustuloksista. Näitä muuttumamuotoja oli todettu yli 40 eri lajikkeessa. Jättiläisten varret kasvavat pitemmiksi ja paksummiksi kuin normaalimuodon, ja niissä on enemmän antosyaania. Lehdet ovat jäykempiä ja lehdykät pienempiä ja paksumpia. Kukinta on suhteellisen runsasta. Jättiläismutantti saattaa muodostaa marjoja silloinkin, kun sen normaaliin perusmuotoon ei niitä kehity. Rönsyjä on tavallista enemmän, ja ne ovat normaalia pitempiä. Muutamien lajikkeiden jättiläisten mukulat ovat karkeapintaisempia kuin kantamuodon; edelleen ne itävät verraten hitaasti. Kasvuaika on 2—6 viikkoa normaalia pitempi. Jättiläismutantti voidaan erottaa kantamuodostaan varmasti vasta täysin kehittyneenä. Sen perunarutonsamoin kuin *Verticillium*in- ja *Rhizoctonia*n-kestävyys on normaalia parempi.

HAWKES (1946, 1947) ja STANTON (1952) havaitsivat, että kun jättiläismutantteja kasvatettiin lyhyen päivän oloissa, niiden useimmat erikoisominaisuudet palautuivat normaaleiksi. Tämän perusteella on pääteltävissä, että jättiläismuodon syntymisen oli aiheuttanut mutaatio yhdessä tai useammassa sellaisista geeneistä, jotka vaikuttavat perunakasvin fotoperiodiseen reaktioon.

*S. tuberosum*in jättiläismutantteja on tutkittu myös risteytyskokeissa Saadut koetulokset ovat vaihdelleet huomattavasti. CARSON ja HOWARD (1944) totesivat, että Epicure -jättiläinen × Herald -risteytyksestä saaduista jälkeläisistä yli 50 % oli vaihtelevassa määrin jättiläistyyppisiä. Normaali Epicure × Herald -risteytyksen jälkeläisistä kehittyi vain muutama prosentti jättiläistyyppisiksi. Samalla tavoin STANTON (1952) sai risteytyksestä Doon Star -jättiläinen × Flourball 85 % jättiläistyyppisiä jälkeläisiä, vastaava luku normaali Doon Star × Flourball -risteytyksen jälkeen oli 36 %. Eräitä toisia lajikkeita risteyttäessään Stanton sitä vastoin ei todennut jättiläismutanttien jälkeläisten joukossa sen runsaammin jättiläistyyppisiä yksilöitä kuin risteyttäessään keskenään samojen lajikkeiden normaalimuotoja.

Aikaisissa perunalajikkeissa on havaittu puolijättiläisiksi kutsuttuja somaattisia mutantteja. M'INTOSHin (1945) ym. tutkijoiden mukaan näiden

lehdistö edustaa normaalin ja jättiläistyypin välimuotoa. Mukulat eivät ole karkeapintaisia. HEIKENin (1958) mukaan puolijättiläisen kukinta on normaali, mutta kasvuaika 1—3 viikkoa pitempi kuin kantamuodon.

Eräissä perunan somaattisissa mutanteissa muodostuu normaalia runsaammin varsia, minkä vuoksi niiden kasvutyyppi on pensasmainen. Näillä ns. villiytymillä (wildings) on muitakin erikoispiirteitä (mm. WRIGHT ja ROBINSON 1955). Lehdet ovat tummemman vihreät ja sileäpintaisemmat kuin kantamuodon. Päätelehdykkä on suhteellisen iso, sivulehdykät sitä vastoin verraten pienikokoiset. Kukkia on yleensä vähän tai niitä ei kehity ollenkaan. Mukuloita muodostuu noin 3 kertaa normaalia runsaammin, mutta ne ovat aivan pienikokoisia. Villiytymät ovat kantamuotoaan aikaisempia.

Sulkamaisille villiytymille (feathery wildings) on mm. M'INTOSHin (1945) mukaan ominaista, että verson kärkiosassa varret ovat ohuita ja lehdykät muodoltaan kapeita. Kukinta on usein runsasta. Mukulat ovat pieniä. Kasvuaika on normaali.

Perunan kasvutyypin mutanttien esiintymisrunsautta havainnoitaessa on saatu varsin vaihtelevia tuloksia. M'INTOSHin (1945) mukaan syntyi sellaisissa lajikkeissa, joissa jättiläisten esiintyminen on vähäistä, yksi tällainen mutantti 15 000 yksilöä kohti. MANNER (1952) huomasi Early Puritan -perunan erään jättiläiskloonin n. 12 000 yksilöstä yhden palautuneen normaaliksi. Toisessa tapauksessa oli erään lähes normaalityyppisen kloonin n. 1 500 yksilöstä yksi muuttunut hyvin reheväkasvuiseksi jättiläisyksilöksi. STANTON (1952) arveli jättiläismutantteja voivan syntyä jopa niin runsaasti kuin yksi yksilö sataa kohti. HEIKENin (1960) havaintoaineisto, josta hän valitsi kasvutyypin mutantteja, käsitti yhteensä yli 600 000 perunayksilöä. Hän totesi siinä runsaimmin, 1.5—1.8 kappaletta tuhatta yksilöä kohti, eriasteisia jättiläistyyppejä. Villiytymiä ja sulkamaisia villiytymiä tavattiin selvästi vähemmän eli 2.7—5.5 kappaletta sataatuhatta yksilöä kohti.

Eräissä perunalajikkeissa on löydetty muuttumaklooneja, jotka kasvuajaltaan poikkeavat selvästi normaalista. WERNER (1940 a ja b) tutki USA:ssa eri aikaisuusluokkia edustavia Triumph -perunan mutantteja. Näiden väliset aikaisuuserot olivat vain vähäiset eteläisissä koepaikoissa, joissa päivä on suhteellisen lyhyt. Sitä vastoin pohjoisissa koepaikoissa, pitkän päivän oloissa, mukuloiden muodostus alkoi aikaisissa klooneissa selvästi varhaisemmin. Toisaalta olivat aikaiset ja myöhäiset kloonit lyhyen kasvukauden oloissa suunnilleen yhtä satoisia. Kasvukauden pidentyessä muuttuivat myöhäiset mutantit aikaisia selvästi satoisammiksi.

BALD ja OLDAKER (1950) mainitsivat, että Victorian Carman ja Tasmanian Brownell -lajikkeissa on todettu eri aikaisuusluokkia edustavia mutanttiklooneja, joiden ansiosta kyseiset lajikkeet ovat pystyneet sopeutumaan erilaisiin Australiassa vallitseviin viljelyoloihin. Up -to -date ja Brownell -peru-

noista on löydetty mutantteja, jotka poikkeavat toisistaan aikaisuutensa ja satoisuutensa puolesta.

Rieman ym. (1951) mainitsivat, että eräs Chippewa -perunan mutanttiklooni oli kantamuotoaan 2 viikkoa aikaisempi, toinen taas sitä saman verran myöhäisempi. USA:n eri puolilla suoritetuissa kokeissa todettiin mutanttikloonien välillä merkitseviä satoisuuseroja. King Edward -perunasta tunnetaan sekä runsas- että heikkosatoisia somaattisia mutantteja (Davidson ja Lawley 1953).

Pyrittäessä selvittämään perunan kehityksen rytmiin vaikuttavia tekijöitä on suoritettu mm. fotoperiodisia tutkimuksia. Tällöin on todettu, että terveen perunan kasvuaika on ensi sijassa riippuvainen siitä, miten kasvi periymänsä mukaisesti reagoi käytettävissään olevan valojakson pituuteen ja lämpötilaan. Näihin reaktioihin vaikuttavien geenien ohella on perunalla päätelty olevan muitakin kasvuajan pituutta sääteleviä perintötekijöitä (Werner 1940 b, Pohjakallio ym. 1957, Rudorf 1958, s. 69).

Valojaksokäsittelyn vaikutus viljellyn perunan kasvuun ja kehitykseen saattaa lajikkeesta ja kasvuoloista riippuen huomattavastikin vaihdella (mm. Pohjakallio 1953). Kukinnan alkaminen tosin ei ole — ainakaan suuressa määrin — riippuvainen päivittäisen valojakson pituudesta. Viljeltyä perunaa on tämän ominaisuutensa perusteella siten pidettävä lähinnä päiväneutraalina kasvina. Kukinnan runsaudessa ja kestämisajassa sitä vastoin on ilmennyt päivän pituudesta johtuneita eroja. Kukkien lukumäärä näyttää kuitenkin olevan enemmän riippuvainen perunakasvin energiataloudesta kuin valojakson aiheuttamasta ärsytyksestä. Eräiden lajikkeiden kukinta jatkuu kauemmin pitkän kuin lyhyen valojakson oloissa. Lyhyt päivä kuitenkin jouduttaa kukinnan loppumista myös epäsuorasti siten, että varsisto kehittyy ja kuihtuu suhteellisen nopeasti (Pohjakallio ym. 1957).

Valojakson pituuden vaikutusta viljellyn perunan mukulasatoon on niin ikään tutkittu. Tällöin on todettu, että mukulanmuodostuksen alkamisen perusteella perunaa on pidettävä lyhyenpäivänkasvina tai miltei päiväneutraalina; pitkä päivä on kuitenkin, hidastaessaan varsiston kehitystä ja kuihtumista, yleensä lisännyt perunasadon määrää tuntuvasti (mm. Schick 1931, Pohjakallio 1953, Steineck 1956).

Kun sekä virustaudit että somaattiset mutaatiot aiheuttavat pysyvää muuntelua perunan kasvutyypissä ja kehityksen rytmissä, on siitä seurauksena, että alkuaan yhtenäinen klooni jakaantuu toisistaan poikkeaviin tyyppeihin. Näiden väliset kehityksen rytmin eroavaisuudet voidaan — kuten erityisesti Werner (1940 a) sekä Pohjakallio ym. (1957) ovat korostaneet — selvittää tarkoituksenmukaista kenttäkoemetodiikkaa noudattamalla. Vertailemalla keskenään eri nostoaikoina korjattuja varsisto-, rönsy- ja mukulasatoja on mahdollista todeta muunnekloonien kasvullisen kehityksen nopeudessa tapahtuneet muutokset.



Kuva 1. Osa vuoden 1954 kenttäkokeesta, valok. 11/7. Edessä vas. SP 1; oik. SP 4.
Fig. 1. View of the experimental field on July 11, 1954. In the foreground, left: SP 1; right: SP 4.

2. Koeolosuhteet ja työmenetelmät

Seuraavassa lähemmin tarkasteltavat, lajinristeytyksestä *Solanum demissum* × *S. tuberosum* (Rosafolia) saadut yhdeksän F_1-kloonia istutettiin kenttäkokeeseen, jossa niiden sadot korjattiin kahtena ajankohtana. Koe (kuvat 1 ja 2) suoritettiin kesällä 1954. Perunakloonien mukulat pantiin itämään 5/5 ja istutettiin toukokuun 26. päivänä pinnanmuodostukseltaan tasaiselle hietasavimaalle, jonka muokkauskerroksen happamuus oli pH 5.7—6.3 (v. 1953). Lannoituksena annettiin 300 kg superfosfaattia, 200 kg 40-%:sta kalisuolaa ja 150 kg ammoniumsulfaattia hehtaaria kohti. Kuhunkin koeruutuun istutettiin 4 mukulaa yhteen riviin 30 cm:n etäisyyksille. Peräkkäisten koeruutujen väli oli 90 cm, ja istutusrivit olivat 1.5 m:n etäisyyksillä toisistaan. Koeruudut sijoitettiin kentälle lohkomenetelmän mukaisesti; kerranteita oli 3.

Kasvukauden 1954 sääsuhteet olivat perunan kasvulle keskimääräistä edullisemmat (taulukko 2). Vain kesäkuu oli normaalia vähän viileämpi. Muut kuukaudet sitä vastoin olivat joko hiukan tai selvästi normaalia lämpimämpiä. Sadetta saatiin touko-, kesä- ja lokakuussa normaalia vähemmän, heinä—syyskuussa sitä vastoin keskimääräistä runsaammin. Touko—lokakuun yhteissademäärä oli normaali.

Taulukko 2. Sääsuhteet Helsingissä touko—lokakuussa 1954
Table 2. Weather conditions in Helsinki from May to October 1954

Kuukausi *Month*	Lämpötila, keskim., C° *Mean temperature, C°*			Sademäärä, mm *Precipitation, mm*		
	V. 1954 *In 1954*	Normaali *Normal*	Poikkeama ± norm. *Deviation ± norm.*	V. 1954 *In 1954*	Normaali *Normal*	Poikkeama ± norm. *Deviation ± norm.*
V	11.1	9.0	+2.1	3	48	—45
VI	13.1	13.5	—0.4	42	51	— 9
VII	17.5	17.1	+0.4	78	59	+19
VIII	15.8	15.2	+0.6	104	83	+21
IX	12.5	10.8	+1.7	107	73	+34
X	6.5	5.5	+1.0	53	74	—21

Kasvukauden aikana tehtiin havainnot perunan taimelle tulosta, kukinnasta, kasvutyypistä sekä varsiston korkeudesta (taulukot 3 ja 5). Varsiston hallankestävyyshavainto tehtiin 4/10 (taulukko 6).

Korjuu tapahtui kahdesti: 31/7 ja 5—6/10. Ensimmäisen noston yhteydessä punnittiin varsisto, mukulasato ja rönsystö sekä määritettiin varsiston ja mukuloiden kuiva-ainepitoisuus. Toisen noston yhteydessä punnittiin mukulasato ja rönsystö sekä määritettiin mukuloiden kuiva-ainepitoisuus. Varsistoa ei toisessa korjuussa punnittu lainkaan, koska 4/10 vasten yöllä esiintynyt halla oli osittain hyvinkin pahasti vioittanut versoja.

Tutkittavien kloonien maanpäällisten osien kehityksen rytmin kuvaamiseksi määritettiin a) taimimisaika eli sen ajan pituus, joka kului istutuksesta taimelle tuloon, sekä sen ajan pituus, joka kului b) istutuksesta kukinnan alkamiseen ja c) taimelle tulosta kukinnan loppumiseen (taulukko 4). Jälkimmäistä päivien lukumäärää nimitetään tässä tutkimuksessa varsiston varsinaiseksi kasvuajaksi. V 4 -kloonin kohdalla tosin ei tämän ajan pituutta voitu määrittää tarkasti, koska sen kukinta jatkui runsaana vielä syysnoston loppuessa 6/10, jolloin sen taimelle tulosta oli kulunut 113 päivää. Kloonien kehityksen rytmistä on tehty päätelmiä paitsi taimimisajan, kukinnan aikaisuuden sekä varsiston varsinaisen kasvuajan, myös varsinkin niiden varsisto-, rönsy- ja mukulasatojen perusteella.

Kuiva-ainemäärityksiä varten leikattiin pestyt ja sen jälkeen pinnaltaan kuivahtaneet mukulat sekä varren palaset ohuiksi viipaleiksi, jotka pantiin kuivauskaappiin +120 C°:n lämpöön 24 tunnin ajaksi (vrt. LAURILA ja ANTILA 1956).

Kenttäkokeesta tehdyt havainnot sekä siitä saadut satotulokset on käsitelty tilastomatemaattisesti. Tällöin on varianssianalyysiin liittyvät F-arvot sekä merkitsevät erot ($P < 0.05$) laskettu SAULIN (1950) mukaan. Kahden keskiarvon erotuksen luotettavuutta sekä regressio- (b) ja korrelaatiokertoimia (r) laskettaessa käytettiin SCHNELLin (1958) sekä BONNIERin ja

Tedinin (1957) esittämiä kaavoja. Tulosten merkitsevyyden astetta kuvaamaan on käytetty seuraavia yläviitteitä: *** = $P < 0.001$, ** = $P < 0.01$, * = $P < 0.05$ ja ° = $P > 0.05$. Sen takia, että SP 1 -klooni oli todettu virustautiseksi (Pohjakallio ja Karhuvaara 1960), suoritettiin tutkimustulosten tilastomatemaattinen käsittely kahdella tavalla: sekä siten, että SP 1:stä saadut tulokset otettiin laskutoimituksiin mukaan, että ilman näitä tuloksia.

3. Koetulokset

Tutkitut yhdeksän F_1-kloonia tulivat taimelle kesäkuun 11. ja 16. päivän välisenä aikana (taulukko 3). Jo taimimisaikojen perusteella oli kloonien aikaisuudessa todettavissa eräitä merkitseviä eroja (taulukko 4). Taimimisajat vaihtelivat 16.7 päivästä (SP 1) 22 päivään (V 4), merkitsevä ero ($P < 0.05$) oli 1.2 päivää.

Kasvukauden 1954 edulliset sääsuhteet suosivat F_1-aineiston kukintaa. Kukinnan runsaudessa ilmeni selviä kloonien välisiä eroja. SP 1 -kloonin kukinta oli verraten niukkaa. Muihin kolmeen sinipunamukulaiseen F_1-klooniin sitä vastoin muodostui runsaasti kukkia. V-kloonien kukinta oli vielä huomattavasti runsaampaa kuin SP 2, SP 3 ja SP 4 -kloonien.

Kukinta alkoi heinäkuun 7. ja 14. päivän välisenä aikana (taulukko 3). SP 1 alkoi kukkia ensin; viimeisenä aloitti kukintansa V 4 -klooni. Istutuksesta kukinnan alkamiseen kuluneen ajan pituudessa (taulukko 4) eli kukinnan aikaisuudessa ilmeni kloonien välillä muutamia selviä eroja.

Taulukko 3. Muunnekloonien taimelle tulo ja kukinta
Table 3. Dates of emergence and flowering of the variant clones

Klooni *Clone*	Tullut taimelle *Emergence*	Kukinta *Flowering* alkoi *began*	täydellinen *full*	loppui *ended*
SP 1	11/6	7/7	12/7	19/7
SP 2	12/6	9/7	13/7	26/8
SP 3	12/6	9/7	13/7	24/8
SP 4	12/6	10/7	14/7	22/8
V 1	13/6	10/7	14/7	1/9
V 2	14/6	10/7	14/7	3/9
V 3	14/6	11/7	15/7	31/8
V 4	16/6	14/7	17/7	—[1]
V 5	14/6	12/7	16/7	20/9
SP 1 -V 5 -kloonien keskiarvo — *Means for SP 1 -V 5 clones*	13/6	10/7	14/7	(26/8)
SP 2 -V 5 -kloonien keskiarvot — *Means for SP 2 -V 5 clones*	13/6	11/7	15/7	(31/8)

[1]) Kukinta ei ollut vielä loppunut toisen noston tapahtuessa 5—6/10.
[1]) *Flowering had not yet ended at the second lifting on Oct. 5—6.*

3 2896—61/1,73

Taulukko 4. Eräitä muunnekloonien kehityksen rytmiä valaisevia havaintoja
Table 4. Some observations on the rhythm of development of the variant clones

Klooni *Clone*	Taimimisaika, pv. *Number of days between setting and emergence*	Istutuksesta kukinnan alkamiseen, pv. *Number of days between setting and beginning of flowering*	Varsiston varsinainen kasvuaika, pv. *Number of days between emergence and end of flowering*
SP 1	16.7	42.7	39.0
SP 2	17.8	45.0	76.3
SP 3	17.7	44.7	74.7
SP 4	18.3	46.5	71.3
V 1	19.2	46.7	81.3
V 2	19.5	46.5	83.3
V 3	20.0	47.2	78.3
V 4	22.0	50.0	— [1])
V 5	19.7	47.8	99.7
SP 1 -V 5 -kloonit: — *SP 1 -V 5 clones:*			
F-arvot *F-values*	14.45***	29.41***	22.44***
Merk. erot — *L. S. D.* (P < 0.05)	1.2	1.1	9.4
Keskiarvot — *Means*	19.0	46.3	(75.5)
SP 2 -V 5 -kloonit: — *SP 2 -V 5 clones:*			
F-arvot — *F-values*	10.6***	13.93***	7.82**
Merk. erot — *L. S. D.* (P < 0.05)	1.2	1.3	10.2
Keskiarvot — *Means*	19.3	46.8	(80.7)

[1]) Kukinta ei ollut vielä loppunut toisen noston tapahtuessa 5—6/10.
[1]) *Flowering had not yet ended at the second lifting on Oct. 5—6.*

Kloonit olivat täydellä kukalla 3—5 päivää kukinnan alkamisesta lukien (taulukko 3), heinäkuun 12. ja 17. päivän välisenä aikana. Kukinnassa ilmenevät kloonien väliset kehityksen rytmin eroavuudet olivat siten tässä kehitysvaiheessa vielä varsin vähäiset. Kukinnan loppumisessa sen sijaan oli todettavissa huomattavia kloonien välisiä eroja. Nämä erot kuvastuivat selvästi kloonien taimelle tulon ja kukinnan loppumisen välisen ajan pituuden perusteella lasketun varsiston varsinaisen kasvuajan pituudessa (taulukko 4).

Varsiston korkeuden mittaus suoritettiin heinäkuun 30. päivänä. Kasvustojen välillä todettiin eräitä selviä korkeuseroja (taulukko 5). Pisimmäksi kasvanut V 5 -klooni oli yli 40 % korkeampi kuin matalimmat kloonit SP 1 ja V 4 (vrt. kuva 2).

Ensimmäinen ankara halla esiintyi lokakuun 4. päivän vastaisena yönä, jolloin lämpötila laski —4.3 C°:seen. Silloin oli SP 1 -kloonin varsisto jo täysin lakastunut, joten sen hallankestävyys ei ollut nähtävissä. Muut kahdeksan F_1-kloonia jakaantuivat hallankestävyytensä perusteella kahteen toisistaan selvästi poikkeavaan ryhmään (taulukko 6). Neljä kloonia (SP 2, V 1, V 2 ja V 3) osoittautui tässä kohdin hyvin samanlaisiksi ja ne olivat huomat-



Kuva 2. Osa vuoden 1954 kenttäkokeesta, valok. 24/7. Edessä vas. V 4; oik. V 5.
Fig. 2. View of the experimental field on July 24, 1954. In the foreground, left: V 4; right: V 5.

tavasti hallanarempia kuin SP 3, SP 4, V 4 ja V 5 -kloonit. Viimeksi mainitut neljä kloonia puolestaan olivat hallankestävyydeltään suunnilleen samanarvoiset.

Kun vuoden 1954 kenttäkokeessa ei ollut mukana tutkittujen kloonien risteytysvanhempia, ei tällä kertaa ollut mahdollista vertailla P- ja F_1-sukupolvien varsiston hallankestävyyttä keskenään. Aikaisempien Viikissä tehtyjen havaintojen perusteella on kuitenkin pääteltävissä, että *S. demissum* × *S. tuberosum* (Rosafolia) -risteytyksestä polveutuvien F_1-kloonien varsisto kestää hallaa paremmin kuin *S. tuberosum*in, mutta heikommin kuin *S. demissum*in varsisto (Pohjakallio 1951, s. 490).

Heinäkuun lopussa korjattuja varsistosatoja vertailtaessa todettiin kloonien välillä muutamia merkitseviä eroavuuksia (taulukko 7). Keskimääräinen kuiva-ainesato koeruutua kohti vaihteli 78.7 grammasta (SP 1) 346.7 grammaan (V 5). SP-kloonien varsiston kuiva-ainepitoisuus oli selvästi korkeampi kuin V-kloonien.

Kloonien rönsynmuodostuskyvyssä ilmeni vielä voimakkaampaa muuntelua kuin niiden varsistosadoissa (taulukko 7). Ensimmäisen ja toisen noston rönsysatoja vertailemalla oli pääteltävissä, että useimmissa klooneissa oli heinäkuun lopusta lokakuun alkuun mennessä tapahtunut rönsystön

Taulukko 5. Muunnekloonien varsiston korkeus
Table 5. Height of the haulms of the variant clones

Klooni *Clone*	Korkeus, cm 30/7 *Height, cm*
SP 1	41.0
SP 2	47.0
SP 3	42.7
SP 4	43.2
V 1	51.2
V 2	51.7
V 3	50.7
V 4	41.3
V 5	58.7
SP 1 -V 5 -kloonit: — *SP 1 -V 5 clones:*	
F-arvo — *F-value*	12.47***
Merk. ero — *L. S. D.* ($P < 0.05$)	4.8
Keskiarvo — *Mean*	47.5
SP 2 -V 5 -kloonit: — *SP 2 -V 5 clones:*	
F-arvo — *F- value*	11.8***
Merk. ero — *L. S. D.* ($P < 0.05$)	4.9
Keskiarvo — *Mean*	48.3

tuleentumista ja siihen liittyvää surkastumista. V 4 oli ainoa klooni, jonka rönsysato mainittuna aikana oli lisääntynyt huomattavassa määrässä.

Sekä heinäkuun lopussa että lokakuun alussa korjatuissa mukulasadoissa ilmeni useita merkitseviä kloonien välisiä eroavuuksia (taulukot 8 ja 9). Myös mukuloiden kuiva-ainepitoisuudet vaihtelivat huomattavasti; satojen ja kuiva-ainepitoisuuksien erot olivat jyrkemmät ensimmäisessä kuin toisessa nostossa.

Ensimmäisen ja toisen noston mukulasatojen vertailu antaa osaltaan lisävalaistusta tutkittujen F_1-kloonien kehityksen rytmiin. V 4 -klooniin alkoi mukuloita muodostua vasta ensimmäisen noston jälkeen. Muissa klooneissa vaihteli mukulasadon lisäys huomattavasti. SP 1 -kloonin kuiva-ainesato kasvoi heinäkuun lopusta lokakuun alkuun mennessä lähes 8-kertaiseksi. Tämä lisäys oli vähäisin koko klooniaineistossa. Toisaalta V 5 -kloonin keskimääräinen kuiva-ainesato koeruutua kohti kasvoi 1.4 grammasta 1 297 grammaan eli yli 900-kertaiseksi. Muissa klooneissa vaihteli sadon lisääntyminen noin 25-kertaisesta (SP 4) lähes 60-kertaiseen (SP 3).

Edellä selostettu kenttäkoe oli suunniteltu suoritettavaksi siten, että mahdolliset kloonien väliset kehityksen rytmin eroavuudet voitaisiin siinä luotettavasti todeta. Saadut koetulokset ovatkin osoittaneet, että tällaisia eroja kloonien välillä todella esiintyi ja että eri kloonit erosivat toisistaan vaihtelevassa määrin (taulukot 3—9).

Taulukko 6. Muunnekloonien varsiston hallankestävyys
Table 6. Frost resistance of the haulms of the variant clones

Klooni *Clone*	Hallankestävyys 0—10; 10 = vioittumaton 4/10 *Frost resistance, 0—10; 10 = uninjured*
SP 1	— [1])
SP 2	1.1
SP 3	6.9
SP 4	6.9
V 1	0.5
V 2	0.3
V 3	0.5
V 4	8.4
V 5	7.9
SP 2 -V 5 -kloonit: — *SP 2 -V 5 clones:*	
F-arvo — *F-value*	102.6***
Merk. ero — *L. S. D.* ($P < 0.05$)	1.1
Keskiarvo — *Mean*	(4.1)

[1]) Varsisto lakastunut täysin jo syyskuun alussa.
[1]) *The haulms had already withered completely at the beginning of September.*

SP 1 todettiin erittäin nopeasti kehittyväksi, muita aikaisemmaksi klooniksi (kuva 1). Sen taimimisaika oli merkitsevästi lyhyempi kuin kantayksilön tyyppisen SP 4:n ja kaikkien vaaleamukulaisten kloonien. SP 1:n kukinta alkoi aikaisemmin kuin muiden kloonien (taulukot 3 ja 4). Kun tämän kloonin kukinta kesti keskimäärin vain 13 päivää, varsiston varsinaisen kasvuajan lyhyys erotti sen erittäin jyrkästi toisista klooneista (taulukko 4). SP 1:n varsisto jäi pieneksi (taulukot 5 ja 7) ja lakastui aikaisemmin kuin muiden kloonien (kuva 3; taulukko 6). Rönsystöä muodostui vähän, ja kasvi tuleentui nopeasti (taulukko 7). SP 1:n mukulanmuodostus alkoi aikaisemmin ja tyrehtyi nopeammin kuin useimpien muiden kloonien: aikaisessa korjuussa SP 1 antoi tilastollisesti luotettavasti suuremman mukulasadon kuin muut sinipunamukulaiset kloonit (taulukko 8); myöhäisessä korjuussa sen sato jäi sen sijaan verraten vähäiseksi (taulukko 9).

SP 2:n erotti merkitsevästi normaalia alkutyyppiä edustavasta SP 4 -kloonista kukinnan aikaisuus (taulukot 3 ja 4) ja sekä SP 3:sta että SP 4:stä varsiston heikko hallankestävyys (taulukko 6). Myös SP 3 alkoi kukkia selvästi aikaisemmin kuin SP 4 (taulukot 3 ja 4); lisäksi nämä kaksi kloonia erosivat toisistaan merkitsevästi tuoreen varsistosadon määrän puolesta (taulukko 7).

Vaaleamukulaisista klooneista osoittautuivat V 1, V 2 ja V 3, jotka oli valittu erillisiksi klooneiksi vuotta myöhemmin kuin muut kenttäkokeessa

Taulukko 7. Muunnekloonien varsisto- ja rönsysato neljää yksilöä kohti
Table 7. Haulm and stolon yield per four plants of the variant clones

Klooni *Clone*	Varsistosato, 31/7 *Haulm yield on July 31*			Rönsyjen tuoresato g *Fresh weight yield of stolons (g)*	
	Tuoresato g *Fresh weight yield (g)*	Kuiva-ainetta % *Dry matter content (%)*	Kuiva-ainetta g *Dry matter yield (g)*	31/7	5—6/10
SP 1	590	13.3	78.7	23	7
SP 2	1 047	13.7	143.0	128	136
SP 3	966	13.1	129.0	137	121
SP 4	1 253	13.0	162.3	170	109
V 1	2 059	10.9	224.3	341	302
V 2	2 442	10.5	256.0	390	221
V 3	2 333	11.1	258.3	267	181
V 4	1 715	9.7	166.7	191	642
V 5	3 687	9.4	346.7	440	522
SP 1 -V 5 -kloonit: — *SP 1 -V 5 clones:*					
F-arvot *F-values*	23.23***	35.8***	17.22***	29.4***	24.9***
Merk. erot — *L. S. D.* (P < 0.05)	595	0.8	60.0	83	124
Keskiarvot — *Means*	1 788	11.6	196.1	232	249
SP 2 -V 5 -kloonit — *SP 2 -V 5 clones:*					
F-arvot — *F-values*	19.8***	36.4***	39.04***	14.7**	21.7***
Merk. erot — *L. S. D.* (P < 0.05)	195	0.8	36.0	105	130
Keskiarvot — *Means*	1 938	11.4	210.8	258	279

tutkitut kloonit (taulukko 1), useissa kohdin toistensa kaltaisiksi. Kehityksensä rytmiltä ne ilmeisesti olivat jonkin verran myöhäisempiä kuin kantayksilön tyyppinen SP 4 -klooni; siten mm. niiden varsisto oli heinäkuun lopussa rehevämpi ja sen kuiva-ainepitoisuus alhaisempi kuin SP 4 -kloonin; niin ikään niiden syysnoston mukulasato oli runsaampi kuin viimeksi mainitun kloonin (taulukot 5, 7 ja 9). Jokainen näistä kolmesta kloonista eroittui edelleen omalla tavallaan SP 4:stä: V 1:llä oli syysnostossa runsaampi rönsysato, V 2:n varsistolla pitempi varsinainen kasvuaika ja V 3:lla pitempi taimimisaika (taulukot 4 ja 7). Tämän lisäksi V 1:n erotti merkitsevästi V 2:sta 5—6/10 korjattu runsaampi mukulasato (taulukko 9); edelleen oli sen heinäkuun lopussa korjattu tuore varsistosato pienempi kuin V 2:n ja V 3:n (taulukko 7). V 2 -kloonin rönsysato oli suurempi kuin V 3:n.

V 4 ja V 5 erosivat merkitsevästi kaikista muista klooneista ensi sijassa niitä myöhäisempinä tyyppeinä. Kehityksen rytmissä todetut eroavuudet erottivat ne selvästi myös toisistaan.

V 4 osoittautui erittäin myöhäiseksi klooniksi. Tämä ilmeni selvästi jo alusta alkaen sen kehityksessä. V 4:n taimelle tulo oli hitaampaa ja sen kukinta alkoi myöhemmin kuin toisten kloonien. Kukinta jatkui myös huomattavasti pitempään kuin missään muussa kloonissa (taulukot 3 ja 4).



Kuva 3. SP 1 (vas.) ja V 5 (oik). valok. 15/8 1960.
Valok. O. Inkilä.

Fig. 3. The SP 1 (left) and V 5 (right), on August 15, 1960.
Photo by O. Inkilä.

V 4 -kloonin varsiston kehitys oli erittäin hidasta (taulukot 5 ja 7). Heinäkuun lopussa suoritetun mittauksen mukaan V 4 oli vaaleamukulaisista klooneista matalin (kuva 2). Tämän kloonin varsistosadon määrä jäi niin ikään pienemmäksi kuin muiden V -kloonien. Varsiston kuiva-ainepitoisuus oli samalla klooniaineiston alhaisimpia, mikä osoitti V 4 -kloonin varsiston heinäkuun lopussa vielä olleen kasvuvaiheessa.

Myös rönsy- ja mukulasatojen perusteella (taulukot 7—9) oli pääteltävissä, että V 4 -klooni oli erittäin myöhäinen. Rönsystön lisääntyminen ensimmäisen ja toisen noston välisenä aikana yli kolminkertaiseksi oli siitä selvänä osoituksena. Mukulasato, jota alkoi muodostua vasta heinäkuun jälkeen, jäi melko vaatimattomaksi. Kasvukauden päättyessä oli runsaasti kukkivan V 4 -kloonin mukulanmuodostus ilmeisesti vielä aivan keskeneräinen.

V 5 -kloonin taimimisaika ja kukinnan alkaisuus (taulukot 3 ja 4) olivat suunnilleen samat kuin V 1, V 2 ja V 3 -kloonien. Kukinnan loppumisen mukaan lasketun varsiston varsinaisen kasvuajan puolesta V 5 sitä vastoin osoittautui viimeksi mainittuja selvästi myöhäisemmäksi, joskaan ei niin myöhäiseksi kuin V 4 -klooni.

Taulukko 8. Muunnekloonien mukulasato neljää yksilöä kohti ensimmäisessä nostossa 31/7

Table 8. Tuber yield per four plants of the variant clones at the first lifting on July 31

Klooni *Clone*	Mukuloita kpl *Number of tubers*	Tuoresato g *Fresh weight yield (g)*	Kuiva-ainetta % *Dry matter content (%)*	Kuiva-ainetta g *Dry matter yield (g)*
SP 1	25	273	20.0	54.6
SP 2	33	120	18.5	22.2
SP 3	15	64	18.5	11.8
SP 4	17	105	18.7	20.0
V 1	57	236	16.6	38.9
V 2	45	175	16.4	28.6
V 3	50	177	16.4	29.3
V 4	0	0	—	0
V 5	3	8	18.9	1.4
SP 1 -V 5 -kloonit: — *SP 1 -V 5 clones:*				
F-arvot — *F-values*	16.96***	7.87***	17.18***	10.48***
Merk. erot — *L. S. D.* ($P < 0.05$)	15	102	1.0	16.2
Keskiarvot — *Means*	27	129	18.0	23.0
SP 2 -V 5 -kloonit: — *SP 2 -V 5 clones:*				
F-arvot — *F-values*	5.41**	27.68***	11.5***	2.55°
Merk. erot — *L. S. D.* ($P < 0.05$)	29	153	1.1	—
Keskiarvot — *Means*	28	111	17.7	19.0

Taulukko 9. Muunnekloonien mukulasato neljää yksilöä kohti toisessa nostossa 5—6/10

Table 9. Tuber yield per four plants of the variant clones at the second lifting on Oct. 5—6

Klooni *Clone*	Mukuloita kpl *Number of tubers*	Tuoresato g *Fresh weight yield (g)*	Kuiva-ainetta % *Dry matter content (%)*	Kuiva-ainetta g *Dry matter yield (g)*
SP 1	35	1 583	26.5	420.3
SP 2	69	3 117	25.8	797.3
SP 3	51	2 487	27.2	685.3
SP 4	48	1 973	26.0	510.0
V 1	139	5 683	24.3	1 386.0
V 2	113	4 250	24.5	1 038.0
V 3	133	5 317	24.3	1 292.6
V 4	106	3 100	21.6	673.0
V 5	131	5 283	24.5	1 297.0
SP 1 -V 5 -kloonit: — *SP 1 -V 5 clones:*				
F-arvot — *F-values*	30.53***	17.23***	5.78**	13.0***
Merk. erot — *L. S. D.* ($P < 0.05$)	22	1 111	2.1	302.0
Keskiarvot — *Means*	92	3 644	25.0	899.4
SP 2 -V 5 -kloonit: — *SP 2 -V 5 clones:*				
F-arvot — *F-values*	22.7***	12.9***	3.64*	10.0***
Merk. erot — *L. S. D.* ($P < 0.05$)	24	1 200	2.6	324.0
Keskiarvot — *Means*	99	3 901	24.8	959.9

V 5 -kloonille oli ominaista varsiston ripeä kasvu jo kesän alkupuoliskolla; tämä ominaisuus erotti V 5:n selvästi muista klooneista (kuvat 2 ja 3; taulukot 5 ja 7). Heinäkuun 30. päivänä suoritetun pituudenmittauksen mukaan V 5 -kasvusto oli koko klooniaineiston korkein, niin ikään sen varsistosato oli heinäkuun lopussa suurempi kuin minkään muun kloonin. V 5:n varsiston kuiva-ainepitoisuus 31/7 oli samoin kuin V 4:nkin klooniaineiston alhaisimpia; näiden kahden myöhäisimmän kloonin varsiston kasvu olikin ensimmäisen korjuun aikana ilmeisesti vielä kesken.

V 5 -kloonissa ei ollut ensimmäisen ja toisen noston välisenä aikana todettavissa rönsystön määrän vähentymistä; päinvastoin V 5:n rönsysato lisääntyi hiukan (taulukko 7). Tämä lisäys oli toisaalta selvästi pienempi kuin erittäin myöhäisessä V 4 -kloonissa todettu rönsystön määrän enentyminen vastaavana aikana. Myös mukulasatojen kasvun perusteella (taulukot 8 ja 9) oli pääteltävissä, että V 5 kehityksen rytmiltään oli V 1, V 2 ja V 3 -klooneja myöhäisempi, joskaan toisaalta ei niin myöhäinen kuin V 4 -klooni.

IV. MUKULAN PINTASOLUKOIDEN VÄRIN MUUTOKSET

1. Kirjallisuuskatsaus

Perunan mukulat muodostuvat maarönsyjen ja niiden haarojen viimeisistä nivelväleistä, jotka eivät sanottavasti pitene, vaan turpoavat mukulavarreksi (vrt. Kalela 1954, s. 98). Rönsyn hennon kärkiosan paksuntuessa vararavintoa sisältäväksi mukulaksi sen anatomisessa rakenteessa tapahtuu huomattavia muutoksia (vrt. mm. Hayward 1938, s. 532).

Artschwagerin (1918, 1924) tutkimusten mukaan muodostuu nuoren mukulan päällysketosta korkkisolukkoa heti mukulan paksuntumisen alettua. Epidermiksestä, joka asteittain häviää kokonaan, kehittyy mukulan pintaan 3—4 solukerroksen vahvuinen korkkikerros. Samanaikaisesti alkavat myös päällysketon alaiset solut jakaantua. Epidermiksen alaisesta solukosta saa alkunsa yhden solukerroksen vahvuinen korkkijälsi, joka muodostaa pintaan päin korkkia. Näin syntyneen peridermin paksuus on tavallisesti 6—17 solukerrosta. Perunan mukulan korkkisolukko muodostuu Artschwagerin mukaan siis pääasiassa epidermiksen alaisesta solukosta.

Assejevan (1930) ja Dorstin (1952) käsityksen mukaan epidermiksestä polveutuva peridermi peittää mukulan pinnasta suurimman osan ja vain paikoitellen, etupäässä silmukuoppien lähellä, on näkyvissä alkuaan subepidermaalisesta solukosta rakentunutta peridermiä.

Cooper ym. (1954) taas katsovat peridermin muodostuvan yksinomaan päällysketon alaisesta solukosta. Heidän käsityksensä mukaan kasvavan mukulan epidermis surkastuu pian sen jälkeen, kun mukula on alkanut suurentua.

ARTSCHWAGERin (1918, 1924) mukaan värillisissä mukuloissa on pigmenttiä sekä peridermissä että sen alla olevan kuoren *(cortex)* uloimmissa solukoissa. KRANTZ (1932) kuitenkin osoitti, että pigmenttejä saattaa värillisten mukuloiden pintasolukoissa esiintyä milloin peridermissä, milloin kuoren uloimmissa soluissa tai kummassakin solukossa samanaikaisesti. SALAMAN (1926, s. 188) puolestaan korosti pigmentittömän peridermin osuutta mukulan värityksessä. Silloin kun mukulaa ympäröi paksu pigmentitön korkkikerros, mukula näyttää ruskealta. Erittäin ohuen korkkikerroksen läpi taas saattaa kuorisolukon väri kuultaa niin voimakkaasti, että se määrää mukulan värin. BLACK (1933, s. 336) mainitsee, että mukuloiden pitäminen valossa edistää pigmentin muodostumista pintasolukkoihin.

ASSEJEVA (1930) tutki useita sellaisia perunan somaattisia mutantteja, joiden mukulan väri oli muuttunut. Hän poisti mutanttiperunan mukulasta sen »silmät» 1—2 millimetrin syvyydeltä. Tällöin puhkesi mukulan sisäsolukosta usein myöhäissilmuja, jotka kehittyivät alkuperäisen kantamuodon kaltaisiksi kasveiksi. Assejeva päätteli, että tällaisissa tapauksissa oli jompikumpi tai kumpikin kasvupisteen uloimmista solukerroksista mutatoitunut sisäsolukkojen pysyessä muuttumattomina. Kyseiset mutantit olivat näin ollen periklinaalikimäiroja. Assejeva päätteli edelleen, että kun sukusolut polveutuvat subepidermiksestä, voivat vain tässä solukerroksessa tapahtuneet mutaatiot ilmetä hedelmöityksen tuloksena syntyneissä jälkeläisissä. Tämän käsityksensä hän saattoikin kokeillaan vahvistaa. Muutamat muutkin tutkijat, kuten SIRKS (1929), CRANE (1936), LUNDEN (1937), KRANTZ ja TOLAAS (1939), M'INTOSH (1945) DORST (1952) sekä HEIKEN (1960) ovat osoittaneet eräiden perunan mutanttien olevan vaippaharhamia. Toisaalta on todettu, että monet perunan somaattiset mutantit eivät ole periklinaalikimairoja (mm. ASSEJEVA 1930, s. 149; WHITEHEAD ym. 1945, s. 68). Tällaiset muuttumat ovat ilmeisesti useissa tapauksissa geneettiseltä solukkorakenteeltaan homogeenisia (vrt. de HAAN 1952, BERGANN 1955, HEIKEN 1960, s. 14).

Perunan mukulan pintasolukoiden värityksen periytymistä selvittäviä tutkimuksia on suoritettu melko runsaasti. SWAMINATHAN ja HOWARD (1953) mainitsevat sellaisia parikymmentä. Seikkaperäisesti on tätä kysymystä tutkinut LUNDEN (1937), jonka koeaineistona oli kolmisenkymmentä perunalajiketta.

Lunden osoitti, että perunan värituntomerkit (mukulan pintasolukoiden ja hankasilmujen, itujen, maanpäällisvarren sekä kukkien väri) perustuvat suhteellisen harvalukuisten perintötekijöiden yhteisvaikutukseen. Sama tekijä, joka aiheuttaa tietyn kasvinosan värittymisen, vaikuttaa usein myös toisten elinten värin muodostumiseen. Eräät muutkin tutkijat ovat päätyneet samankaltaiseen tulokseen (SALAMAN 1926, KLAPP 1928, SIRKS 1929, ASSEJEVA 1930, WHITEHEAD ym. 1945).

Mukulan pintasolukoiden väritykseen vaikuttavia perintötekijöitä Lunden erotti viisi. Näistä E aiheuttaa punaisen värin muodostumisen korkkisolukossa, R puolestaan kuorisolukossa. D on sekä E:n että R:n vaikutusta vahvistava tekijä. P on sinisen tai sinivioletin värin geeni, joka muuttaa sekä korkki- että kuorisolukossa sijaitsevan punaisen värin siniseksi tai sinivioletiksi. S aiheuttaa värin laikuittaisen esiintymisen.

Mukulan väritys saattaa muuttua mm. somaattisen mutaation johdosta. Tällaisia perunan mutantteja on havaittu ja kuvattu enemmän kuin mitään muita sen muuttumia. HEIKEN (1960, s. 34) löysi v. 1910—59 ilmestyneestä kirjallisuudesta kaikkiaan 53 sellaista tiedonantoa, joissa esiteltiin perunan mukulan värimutantteja.

Mukulan värityksen muutoksia aiheuttavat somaattiset mutaatiot on niiden vaikutustavan perusteella ryhmitelty eri tavoin. M'INTOSHin (1945) käyttämä ryhmitystapa on hyvin selväpiirteinen. Hän jakoi tällaiset mutantit kolmeen ryhmään sen perusteella, onko alkuperäisen kantamuodon mukulan pintasolukoissa antosyaania vai ei ja missä solukossa sitä esiintyy.

Ensimmäistä ryhmää, jossa kantamuodon mukula on pigmentitön, edustaa mm. Duke of York -lajike. Siitä syntyi kaksi erilaista mutanttityyppiä. Toisella näistä oli korkkisolukko saanut sinipunaisen antosyaaniværityksen; toisen tyypin kuorisolukkoon oli taas tullut vaalean punaista pigmenttiä. Toisessa ryhmässä on kantamuodon värillinen korkkisolukko mutaation johdosta saanut uuden värityksen. King Edwardista (punatäpläinen mukula) syntyi kaksi mutanttia. Toisen korkkisolukko oli punainen, toisen sinipunainen. Catriona ja Di Vernon -lajikkeista (sinipunatäpläinen korkkisolukko) sai niin ikään kasvullisesti alkunsa kaksi tyyppiä: toisen korkkisolukko oli vaalea ja toisen yhtenäisen sinipunainen. Kolmanteen ryhmään M'Intosh sijoitti sellaiset lajikkeet, joiden kantamuodon mukulan kuorisolukossa on pigmenttiä. Arran Victory -lajikkeessa todettiin kuorisolukon värityksen voivan muuttua neljällä eri tavalla: a) sinipunainen yhtenäisväritys oli muuttunut täplikkääksi, b) samoin ja lisäksi mukulan malto oli muuttunut värilliseksi, c) sinipunainen kuorisolukko oli mutatoitunut punertavaksi, d) se oli muuttunut vaaleaksi. Kerr's Pink -lajikkeessa muuttui vaalean punainen kuorisolukko milloin sinipuna-, milloin vaalean punatäpläiseksi. Redskin -lajikkeen vaalean punainen kuorisolukko oli mutatoitunut sinipunaiseksi.

2. Tutkimustulokset

Selostettavana olevassa työssä tutkittiin mukuloiden pintaosien väritystä a) tarkastelemalla stereomikroskoopilla mukuloiden ulkopintaa sekä b) mikroskopoimalla käsivaraisesti tehtyjä mukulan säteen suuntaisia ohuita leikkeitä. Osa mukuloista tutkittiin välittömästi noston jälkeen tai

säilytettiin pimeässä varastossa koko ajan korjuusta tutkimuksen suorittamiseen asti. Täten varastoidun aineiston tutkimus tapahtui viimeistään neljän viikon kuluttua nostosta. Toisia mukuloita sitä vastoin pidettiin valoisassa huoneessa vähintään kolme viikkoa ennen kuin niiden väritystä tutkittiin. Tällä tavoin edistettiin pigmentin muodostumista niiden pintasolukkoihin.

Mukulan korkkisolukon l. peridermin erottaa sen säännöllinen rakenne alla olevasta kuorisolukosta *(cortex)*. Kummassakin solukossa saattoi esiintyä antosyaania. Tämän lisäksi muodostui valossa pidettyjen mukuloiden uloimpiin kuoren soluihin lehtivihreätä.

F_1-sukupolvessa havaittua mukulan värinmuutosta tutkittaessa vertailtiin keskenään, paitsi sinipuna- ja vaaleamukulaisia F_1-klooneja, myös niiden risteytysvanhempia *S. demissum*ia ja Rosafoliaa. Näissä tutkimuksissa todettiin risteytysvanhempien ja F_1-kloonien mukuloiden pintasolukoiden värityksessä selviä eroavuuksia (värikuvaliite).

*S. demissum*in korkkisolukko oli ohuempi kuin sekä Rosafolian että F_1-kloonien. Välittömästi noston jälkeen tutkitun samoin kuin pimeässä varastoidun mukulan kuorisolukko oli pigmentitön. Valossa olleen mukulan uloimpiin kuoritylpyn soluihin oli sitä vastoin muodostunut sinipunaista antosyaania. Tämä kuoritylpyn väri näkyi pigmentittömän peridermin läpi antaen mukulalle vaihtelevassa määrässä yhtenäisen sinipunaisen värityksen.

Rosafolia-perunan mukulan pintasolukoissa oli pigmentin sijainti aivan päinvastainen. Korkkikerroksen soluissa oli punaista antosyaania. Tämä esiintyi nuorimmissa korkkisoluissa solunesteeseen liuenneena ja värjäsi solujen sisällön yhtenäisen punaiseksi. Vanhemmissa, jo kuolleissa korkkisoluissa antosyaaniväri oli kiteytynyt pyöreähköiksi punaisiksi muodostumiksi. Peridermin alla sijaitseva kuoritylppy sitä vastoin oli aivan pigmentitön. Pimeässä olleiden ja valoa saaneiden mukuloiden värityksessä ei ollut todettavissa olennaista eroa. Rosafolian mukulan väri määräytyi näin ollen yksinomaan korkkisolukon antosyaanin johdosta punaiseksi, jollainen mukula oli väriltään jo maassa kasvaessaan.

Sinipunamukulaiset F_1-kloonit erosivat mukulan värityksen puolesta sekä *S. demissum*ista että Rosafoliasta. Korkkisolukossa oli antosyaaniväriä samalla tavoin kuin Rosafoliassakin, mutta antosyaani oli tässä tapauksessa sinipunaista. Pimeässä olleen mukulan kuorisolukkoon ei pigmenttiä muodostunut lainkaan. Valoa saaneen mukulan uloimpiin kuoren soluihin sitä vastoin muodostui runsasti sinipunaista antosyaania samoin kuin *S. demissum*issakin. Pigmenttiä sisältävän peridermin takia oli näiden kloonien mukuloissa jo kasvun aikana, niiden ollessa maassa, vahva sinipunainen väri.

Vaaleamukulaisten F_1-kloonien satoa korjattaessa olivat niiden mukulat täysin vaaleita, jollaisina ne myös pysyivät silloin kun niitä säilytettiin

pimeässä paikassa. Valossa pidettyjen mukuloiden kuoren uloimpiin soluihin muodostui niin runsaasti antosyaania, että alkuaan vaaleat mukulat sen takia saivat melko yhtenäisen sinipunaisen värin. Peridermiin ei pigmenttiä sitä vastoin yleensä muodostunut ollenkaan. Toisinaan oli mukulan korkkisolukossa kuitenkin nähtävänä aivan vähäisiä värillisiä laikkuja; näissä kohdin oli yhden tai muutaman sinipunaista antosyaania sisältävän solun jakautuessa pinnanmyötäisin väliseinin muodostunut värillistä peridermisolukkoa värittömän korkkisolukon lomaan.

Mukulan väriä tutkittaessa kiinnitettiin huomiota myös kasveihin, jotka polveutuivat F_1-kasvien ja niiden hedekasvivanhemman, Rosafolian, keskisistä takaisinristeytyksistä. Sekä sinipuna- että vaaleamukulaisia F_1-kasveja risteytettäessä saadut ensimmäisen takaisinristeytyspolven kloonit muodostivat sinipunaisia mukuloita. Näiden pintasolukoiden väritys osoittautui samanlaiseksi kuin sinipunamukulaisten F_1-kloonienkin. Peridermissä esiintyi sinipunaista antosyaania; tämän lisäksi muodostui valoa saaneiden mukuloiden uloimpiin kuoren soluihin runsaasti sinipunaista väriä.

V. MYÖHÄISSILMUSTA KASVATETUN PERUNAN MUKULAN VÄRI

F_1-sukupolvessa havaittuun mukulan värin muutokseen oli syynä, kuten edellä on osoitettu, sinipunaisen antosyaanin häviäminen mukulan peridermistä. Selostettavana olevassa työssä on pyritty saamaan lisävalaistusta tapahtuneen muutoksen luonteesta suorittamalla muutamia erikoistutkimuksia. Näiden tutkimusten tarkoituksena on ollut mm. selvittää, ovatko F_1-kasvien mukuloiden solukot geneettisesti yhtenäisiä. Tässä mielessä ryhdyttiin kokeellisesti tutkimaan kysymystä, vaikuttavatko F_1-kasvien mukuloiden pinta- ja sisäsolukoissa sijaitsevat perintötekijät yhtäläisellä tavalla mukulan pintasolukkojen väritykseen. Tutkittavia mukuloita koetettiin käsitellä siten, että niiden sisäsolukoista kehittyisi myöhäissilmuja ja näistä edelleen perunakasveja; näiden muodostamien mukuloiden pintasolukoiden väritystä tutkimalla pyrittiin vertailemaan käsitellyn istutusmukulan pinta- ja sisäsolukoiden geneettisiä ominaisuuksia.

F_1-kasvien lisäksi käsiteltiin myös niiden risteytysvanhempien mukuloita. Kuitenkin vain hedekasvivanhemman, Rosafolia -perunan, mukuloista saatiin kehitetyksi myöhäissilmukasveja.

Myöhäissilmuja kehitettäessä sovellettiin eräin muutoksin Assejevan (1930) ja Gluštšenkon (1946) esittämiä menetelmiä. Tutkittavista mukuloista poistettiin helmi—maaliskuussa v. 1959 niiden »silmät» veitsellä a) kaivamalla ne irti lähiympäristöineen noin 5 millimetrin syvyydeltä ja b) leik-

kaamalla mukulasta kalotin muotoisia viipaleita (kuvat 4—7). Mukuloiden pilaantumisen ehkäisemiseksi siroteltiin leikkopinnoille PCNB-pitoista Brassicol-fungisidia. Käsitellyt mukulat suljettiin ohuesta, läpinäkyvästä muovikalvosta tehtyihin pusseihin, joita pidettiin laboratoriossa hyllyllä. Jotta käsitellyt mukulat eivät olisi päässeet kuivahtumaan, kostutettiin pussin sisustaa vedellä viikon väliajoin. Samalla pusseista poistettiin pilaantuneet mukulat. Kaksi—kolme kuukautta myöhemmin alkoi leikkopinnoissa näkyä myöhäissilmuja. Ensimmäiset taimien aiheet (kuva 4), ilmestyivät näkyviin myöhäissilmuista 4—6 kk käsittelyn jälkeen. Tällaiset mukulat siirrettiin mullalla täytettyihin ruukkuihin.

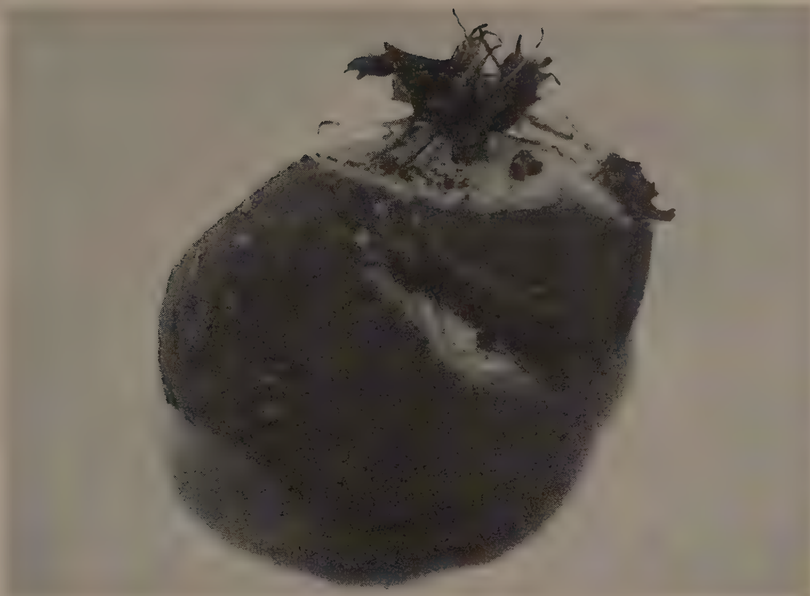
Myöhäissilmuja kehitettäessä meneteltiin myös Assejevan (1930) ja Gluštšenkon (1946) mukaisesti siten, että mukuloita, joiden »silmät» oli poistettu joko veitsellä kaivamalla tai kalotin muotoisin leikkauksin, pidettiin kosteassa hiekassa tai mullassa. Muovikalvopussien ja fungisidin käyttö operoitujen mukuloiden suojana osoittautui kuitenkin edullisemmaksi, koska siten saatiin mukulat paremmin varjelluksi pilaantumiselta.

Myöhäissilmuista kehittyneitä kasveja syntyi Rosafolia -perunassa nopeammin ja runsaammin kuin F_1-klooneissa. Tällaisten kasvien kehitys oli aina niin hidasta, että ne eivät ehtineet kukkia ennen kasvukauden 1959 päättymistä. Mukuloita myöhäissilmukasveihin sitä vastoin ennätti muodostua siinä määrin, että niistä saatiin runsaasti aineistoa mukulan pintasolukoiden väritystä selvittäviin tutkimuksiin.

Rosafolia -perunan myöhäissilmuista kehittyneiden kasvien muodostamien mukuloiden (kuva 5) väritystä tutkittaessa ilmeni, että korkkisolukossa esiintyi punaista antosyaania, kun taas kuorisolukko oli pigmentitön. Mukulan väritys oli siis samanlainen kuin se, jonka edellä selostetuissa tutkimuksissa (vrt. sivu 28) todettiin esiintyvän Rosafoliassa normaalisti (värikuvaliite).

Sinipunamukulaisten F_1-kasvien myöhäissilmuista kehittyneiden kasvien mukuloiden (kuva 6) korkkisolukossa oli voimakas sinipunainen antosyaaniväritys. Valossa pidettyjen mukuloiden uloimpiin kuoren soluihin muodostui tämän lisäksi runsaasti sinipunaista antosyaania. Väritys oli siis samanlainen kuin se, joka edellä selostetuissa tutkimuksissa todettiin olevan sinipunamukulaisissa F_1-klooneissa.

Vaaleamukulaisten F_1-kasvien myöhäissilmuista kehittyneet kasvit muodostivat mukuloita (kuva 7), joiden korkkisolukko oli — käytännöllisesti katsoen — kokonaan pigmentitön. Välittömästi noston jälkeen tutkittujen ja pimeässä varastoitujen mukuloiden korkkisolukossakaan ei esiintynyt väriä. Valossa pidettyjen mukuloiden kuorisolukon uloimpiin soluihin sitä vastoin muodostui runsaasti sinipunaista antosyaania. Myöhäissilmukasvien mukuloiden väritys oli siis samanlainen kuin vaaleamukulaisten F_1-kloonien normaalienkin mukuloiden.



Kuva 4. Mukulan leikkopintaan syntyneitä myöhäissilmuja sekä niistä kehittyviä taimen aiheita. Valok. O. Inkilä.

Fig. 4. Cutting surface of tuber showing adventitious buds and young plants developing from these. Photo by O. Inkilä.



Kuva 5. Rosafolia -perunan myöhäissilmusta kehittynyt kasvi on muodostanut punaisen mukulan. Valok. O. Inkilä.

Fig. 5. A plant developed from an adventitious bud of the Rosafolia variety has formed a red tuber. Photo by O. Inkilä.



Kuva 6. Sinipunamukulaisen F_1-kloonin myöhäissilmusta kehittynyt kasvi on muodostanut sinipunaisia mukuloita. Valok. O. Inkilä.

Fig. 6. A plant developed from an adventitious bud of a purple -tubered F_1 clone has formed purple tubers. Photo by O. Inkilä.



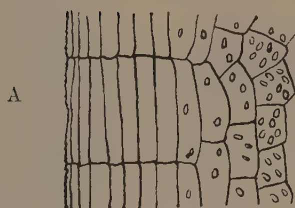
Kuva 7. Vaaleamukulaisen F_1-kloonin myöhäissilmusta kehittynyt kasvi on muodostanut vaaleita mukuloita. Valok. O. Inkilä.

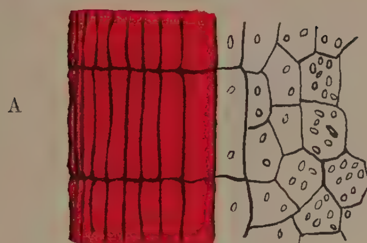
Fig. 7. A plant developed from an adventitious bud of a white -tubered F_1 clone has formed white tubers. Photo by O. Inkilä.

P
S. demissum

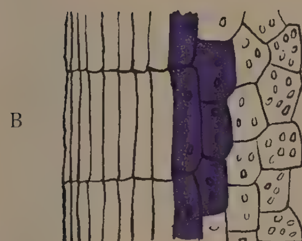
P
Rosafolia

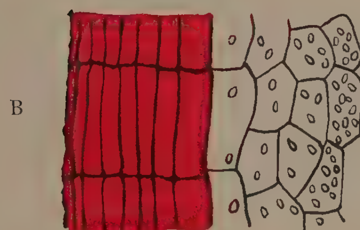
A





B

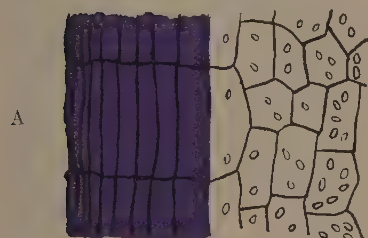


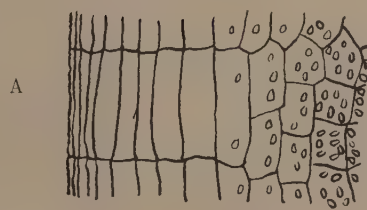


F_1
Sinipunamukulainen
Purple-tubered

F_1
Vaalemukulainen
White-tubered

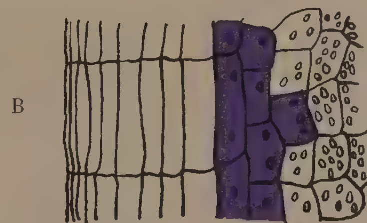
A





B





Kummankin risteytysvanhemman sekä F_1-kloonien mukuloiden pintasolukoiden väritys.
A = pimeässä, *B* = valossa pidetty mukula.

Colouration of the surface tissues of the tubers of both parents in the cross, and of the F_1 clones.
A = tuber kept in the dark, B = tuber exposed to light.

VI. VARSISTON, RÖNSYJEN, LEHTIEN JA KUKKIEN VÄRIN MUUTOKSET

F_1-sukupolvessa havaitun mukulan pintasolukoiden värinmuutoksen lisäksi todettiin kloonien välillä eroja myös eräiden muiden elinten värityksessä. Tätä kysymystä selvitettäessä tehtiin koekentällä havaintoja kasvustoista sekä tutkittiin laboratoriossa mikroskoopilla varren, rönsyjen ja lehtien pintasolukkojen väritystä.

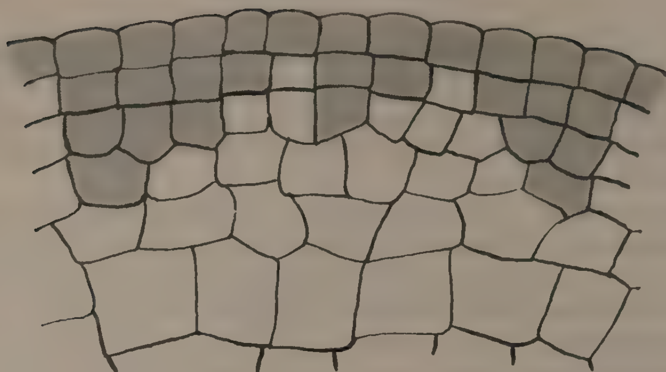
Varsistossa tapahtunut värin muutos oli jo silmämääräisesti melko helposti havaittavissa. Rinnakkain sijaitsevien koeruutujen kasveja tarkasteltaessa näyttivät vaaleamukulaisten F_1-kloonien varret vaaleammilta kuin sinipunamukulaisten. Mikroskooppinen tutkimus osoitti, että varren nivelvälien pintasolukoiden antosyaanin sijainti oli erilainen näissä kahdessa klooniryhmässä. Selvimpänä tämä ero oli todettavissa nuorten varsien poikkileikkeitä tarkasteltaessa. Sinipunamukulaisissa F_1-klooneissa esiintyi sinipunaista antosyaania sekä päällysketossa että uloimmissa kuoritylpyn soluissa. Vaaleamukulaisissa F_1-klooneissa sitä vastoin oli epidermis pigmentitön ja sinipunaista antosyaania esiintyi pelkästään uloimmissa kuoren soluissa (kuva 8).

Kaikissa ensimmäisen takaisinristeytyspolven klooneissa oli varren nivelvälien pintasolukoiden väritys samanlainen kuin sinipunamukulaisissa F_1-klooneissa. Niiden varressa esiintyi siis sinipunaista antosyaania sekä epidermiksessä että uloimmissa kuoren soluissa.

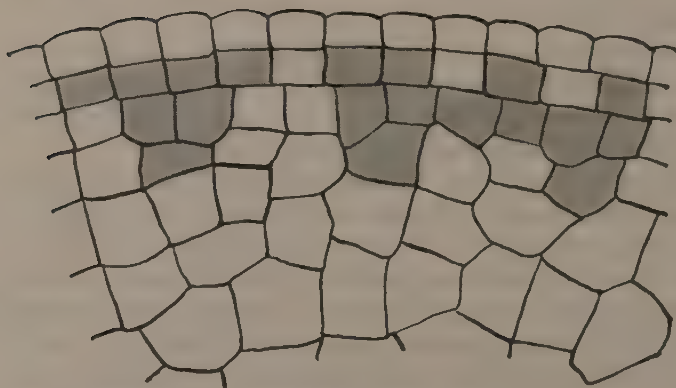
Myös rönsyjen nivelvälien värityksessä todettiin klooniryhmien välisiä eroja. Sinipunamukulaisten F_1-kloonien rönsyjen maanalaisten osien pintaan muodostui kasvukauden aikana vaihtelevan kokoisia sinipunaisia laikkuja; eräät rönsyjen osat olivat väriltään yhtenäisesti sinipunaisia. Vaaleamukulaisten F_1-kloonien rönsyt pysyivät sitä vastoin maanalaisilta osiltaan täysin vaaleina. Kun vaaleamukulaisen kloonin rönsy sai kasvaa valossa, se muuttui kuitenkin väriltään sinipunaiseksi. Tämä johtui siitä, että sen uloimpiin kuoren soluihin muodostui sinipunaista antosyaania; epidermiksen soluissa ei pigmenttiä esiintynyt. Sinipunamukulaisten F_1-kloonien samoin kuin ensimmäisen takaisinristeytyspolven kloonien rönsyissä todettiin sinipunaista antosyaania sitä vastoin sekä päällysketossa että valon vaikutuksesta myös uloimmissa kuoren soluissa. Pigmentin sijainti rönsyjen nivelvälien pintasolukoissa osoittautui näin ollen samanlaiseksi kuin varsissa.

Tutkittujen perunakloonien lehdistössä todettiin melko usein sinipunaisesta antosyaanista johtuvaa väritystä. Sinipuna- ja vaaleamukulaisia F_1-klooneja ei voitu kuitenkaan silmävaraisesti, lehtien värin perusteella, erottaa toisistaan, vaan vasta mikroskopoimalla nuorten lehtien lavan tyviosista tehtyjä poikkileikkeitä. Antosyaania esiintyi etupäässä lehden alapinnassa. Sinipunamukulaisissa F_1-klooneissa muodostui sekä epidermik-

Sinipunamukulainen
Purple-tubered

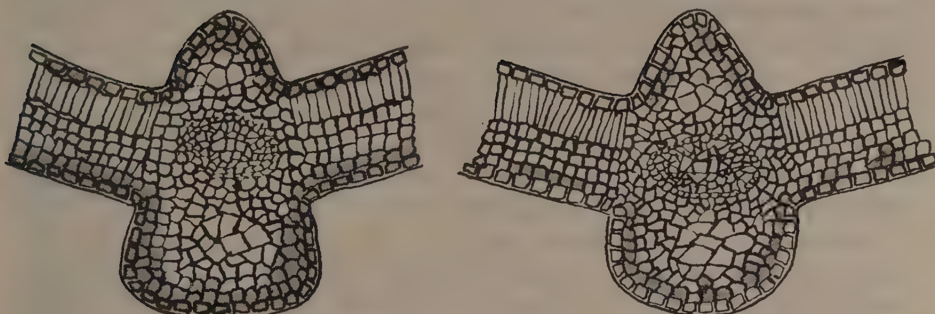


Vaaleamukulainen
White-tubered



Kuva 8. Nuoren varren nivelvälin pintasolukoiden poikkileike. Tummat solut sisältävät sinipunaista antosyaania.
Fig. 8. Cross-section of the surface tissues of a young stem internode. Dark cells contain purple anthocyanin.

seen että sen alaiseen solukkoon pigmenttiä. Vaaleamukulaisten F_1-kloonien lehden epidermis oli sitä vastoin pigmentitön. Antosyaania esiintyi kuitenkin päällysketon alla olevassa solukossa, mutta vähäisemmässä määrin kuin sinipunamukulaisissa F_1-klooneissa (kuva 9). Ensimmäisen takaisinristeytyspolven perunayksilöiden lehtien pintasolukoiden väritys osoittautui samanlaiseksi kuin sinipunamukulaisten F_1-kloonien.



Kuva 9. Nuoren lehden lavan tyviosasta tehty poikkileike. Tummat solut sisältävät sinipunaista antosyaania.

Fig. 9. Cross-section made at the basal portion of the blade of a young leaf. Dark cells contain purple anthocyanin.

Tutkittujen F_1-kloonien kukan väristä tehtiin silmävaraisia havaintoja. Tämä työ suoritettiin aina pilvisellä säällä, jotta havainnoissa olisi päästy mahdollisimman suureen tarkkuuteen ja yhdenmukaisuuteen. Lisäksi värihavainnot tehtiin aina samanikäisistä kukista. Kukan värissä todettiin suhteellisen runsaasti muuntelua, joka ilmeni yhtäläisenä kasvullisesta sukupolvesta toiseen (vrt. LAURILA 1957). Selvimmin poikkesivat normaalia alkutyyppiä edustavasta SP 4 -kloonista (kukan väri sinivioletti) SP 2, SP 3 ja V 5 -kloonit, joiden kukan väri oli vaalean sininen (taulukko 10).

Vuoden 1954 kenttäkokeessa tutkitussa, yhdeksän F_1-kloonin muodostamassa aineistossa on edellä selostettujen eri elinten antosyaanivärityksen eroavuuksien perusteella todettavissa muutamia toisistaan selvästi poikkeavia tyyppejä. Sanotut yhdeksän kloonia jakautuvat ensinnäkin mukulan pintasolukoiden väritykseltään kahteen pääryhmään. SP 1, SP 2, SP 3 ja

Taulukko 10. Muunnekloonien kukan väri

Table 10. Flower colour of the variant clones

Klooni *Clone*	Kukan väri *Flower colour*
SP 1	vaalean sinivioletti — *pale bluish violet*
SP 2	vaalean sininen — *pale blue*
SP 3	»
SP 4	sinivioletti — *bluish violet*
V 1	violetti — *violet*
V 2	»
V 3	»
V 4	sinivioletti — *bluish violet*
V 5	vaalean sininen — *pale blue*

Taulukko 12. Varsiston varsinaisen kasvuajan (pv) ja eräiden muiden ominaisuuksien keskinen korrelaatio- (r) ja regressiokerroin (b)

Table 12. Correlation (r) and regression (b) between the number of days between emergence and end of flowering, and some other characters

Ominaisuus *Character*	SP 1 mukana *With SP 1*		SP 1 ei mukana *Without SP 1*	
	r	b	r	b
Taimimisaika, pv. — *No. of days between setting and emergence*	+0.81*	+ 0.05*	+0.62°	+ 0.06°
Istutuks. kuk. alk., pv. — *No. of days between setting and beg. of flowering*	+0.88**	+ 0.09**	+0.66°	+ 0.08°
Varsist. kork. cm, 30/7 — *Height of the haulms (cm), 30/7*	+0.85**	+ 0.29**	+0.94**	+ 0.56**
Varsist. tuoreainem. g, 31/7 — *Fresh weight yield of the haulms (g), 31/7*	+0.83*	+49.7*	+0.91**	+94.8**
Varsist. k.-aine-%, 31/7 — *Dry matter content (%) in the haulm yield, 31/7*	—0.72*	— 0.07*	—0.85*	— 0.15*
Varsist. k.-ainemäärä g, 31/7 — *Dry matter yield of the haulms (g), 31/7*	+0.86**	+ 4.4**	+0.92**	+ 7.3**
Tuore rönsysato g, 31/7 — *Fresh weight yield of the stolons (g), 31/7*	+0.86**	+ 7.4**	+0.87*	+11.7*
Muk. k.-ainemäärä g, 31/7 — *Dry matter yield of the tubers (g), 31/7*	—0.77*	— 0.74*	—0.36°	— 0.48°
Tuore rönsysato g, 5—6/10 — *Fresh weight yield of the stolons (g), 5—6/10*	+0.86**	+ 7.9**	+0.99***	+15.3***
Mukul. lukum. kpl., 5—6/10 — *No. of tubers, 5—6/10*	+0.73*	+ 1.85*	+0.71°	+ 3.03°
Mukul. tuoreainemäärä g, 5—6/10 — *Fresh weight yield of the tubers (g), 5—6/10*	+0.74*	+70.5*	+0.71°	+113.2°
Mukul. k.-ainemäärä g, 5—6/10 — *Dry matter yield of the tubers (g), 5—6/10*	+0.76*	+16.7*	+0.72°	+26.1°
Mukul. lukum. kpl., 31/7 — *No. of tubers, 31/7*	—0.03°	— 0.04°	—0.20°	— 0.43°
Mukul. tuoreainemäärä g, 31/7 — *Fresh weight yield of the tubers (g), 31/7*	—0.66°	— 3.4°	—0.29°	— 2.4°
Mukul. k.-aine-%, 31/7 — *Dry matter content (%) in the tuber yield, 31/7*	—0.49°	— 0.04°	+0.01°	+ 0.002°
Mukul. k.-aine-%, 5—6/10 — *Dry matter content (%) in the tuber yield, 5—6/10*	—0.62°	— 0.04°	—0.61°	— 0.07°°
Vars. hallank. (0—10), 4/10 — *Frost resistance of the haulms (0—10), 4/10*	+0.20°	+ 0.08°	+0.20°	+ 0.08°

30/7, tuore rönsysato 5—6/10, mukuloiden luku ja niiden tuore- ja kuiva-ainemäärät 31/7 sekä varsiston hallankestävyys 4/10 (taulukko 11).

Muita kehityksen rytmissä mahdollisesti ilmeneviä vuorosuhteita selvitettäessä laskettiin korrelaatio- ja regressiokertoimet kaikkiaan 25 ominaisuusparille. Perunan varsiston varsinaisen kasvuajan pituus on otettu lähtökohdaksi useimpiin vuorosuhdelaskuihin (taulukko 12), koska sillä ilmeisesti on huomattava vaikutus satotuloksiin sekä perunan eräisiin muihinkin ominaisuuksiin. Erittäin myöhäisen V 4 -kloonin varsiston varsinaisen kasvuajan pituutta ei voitu tarkasti määrittää, koska sen kukinta jatkui runsaana vielä lokakuun alussa. Tämän takia on V 4 -kloonista saatujen

koetulosten lukuarvoja voitu käyttää vain sen muihin ominaisuuksiin kuin varsiston varsinaiseen kasvuaikaan liittyviä vuorosuhteita laskettaessa (vrt. taulukko 13).

Vuorosuhdelaskujen tulokset osoittivat ensinnäkin (taulukko 12), että heinäkuun lopussa mitattu varsiston korkeus sekä samanaikaisesti korjatut varsiston tuore- ja kuiva-ainemäärät olivat positiivisessa vuorosuhteessa varsiston varsinaisen kasvuajan pituuteen. Tämä tulos osoitti, että jo noin kahden kuukauden kuluttua istutuksesta myöhäisten kloonien varsisto oli ehtinyt kasvaa selvästi rehevämmäksi kuin aikaisten kloonien. Erittäin myöhäisen V 4 -kloonin varsiston kasvu osoittautui heinäkuun lopussa tehtyjen määritysten mukaan kuitenkin paljon hitaammaksi, kuin mitä vuorosuhdelaskujen tulosten mukaan olisi ollut odotettavissa. Sen kasvusto oli 31/7 suoritetun pituudenmittauksen mukaan klooniaineiston matalimpia (taulukko 5). Niin ikään oli heinäkuun lopussa punnittu V 4 -kloonin varsistosato määrältään vain keskinkertainen (taulukko 7).

Varsiston varsinaisen kasvuajan ja 31/7 määritetyn varsiston kuiva-ainepitoisuuden kesken vallitsi negatiivinen korrelaatio. Tämä vuorosuhde osoitti, että aikaisten kloonien varsistot olivat heinäkuun lopussa alkaneet tuleentua, jolloin mehevän solukon osuus niissä oli vähentynyt kiinteämmän varsisolukon tieltä.

Sekä ensimmäisen että toisen noston rönsysadot olivat positiivisessa vuorosuhteessa varsiston varsinaisen kasvuajan pituuteen. Kloonien syysnoston rönsysadot suurenivat varsin säännöllisesti varsiston varsinaisen kasvuajan pidentyessä (taulukot 4 ja 7). Heinäkuun lopussa punnittuja rönsysatoja tarkasteltaessa on sitä vastoin todettavissa, että yksi klooni tässä kohdin poikkesi muista klooneista. Tämä klooni oli V 4, jonka rönsystön kasvu alkukesästä oli paljon vähäisempää, kuin sen varsiston varsinaisen kasvuajan pituuden perusteella olisi voinut odottaa. Erittäin myöhäiselle V 4 -kloonille oli siten ominaista rönsystön ja — kuten edellä ilmeni — varsiston keskimääräistä hitaampi alkukehitys.

Kaikkien tähän mennessä esitettyjen, varsiston varsinaisen kasvuajan pituuteen liittyvien vuorosuhteiden tilastollinen luotettavuusaste oli merkitsevä (P enintään 0.05) sekä siinä tapauksessa, että vuorosuhdelaskuihin oli otettu mukaan viroottinen SP 1 -klooni, että silloin, kun SP 1:n ominaisuuksien lukuarvoja ei ollut näissä laskuissa käsitelty. Eräät toiset taulukossa 12 esitetyt vuorosuhteet osoittautuivat sitä vastoin tilastollisesti merkitseviksi vain silloin, kun niitä laskettaessa SP 1 -klooni oli ollut mukana.

Tällaisia vuorosuhteita tarkasteltaessa oli todettavissa, että jo niin varhaisessa kasvuvaiheessa kuin kloonien taimelle tulossa ilmeni varsiston varsinaisen kasvuajan pituuteen liittyvää korrelaatiota. Aikaisten kloonien taimimisajat olivat selvästi lyhyemmät kuin myöhäisten; taimimisajat muuntelivat tosin verraten suppeissa rajoissa (taulukko 4). Kukinnan aikaisuus

Taulukko 13. Kloonien eräiden ominaisuusparien keskinen korrelaatio- (r) ja regressiokerroin (b)

Table 13. Correlation (r) and regression (b) between different characters of the clones

Ominaisuudet *Characters*				SP 1 -V 5 -kloonit *SP 1 -V 5 clones*		SP 2 -V 5 -kloonit *SP 2 -V 5 clones*	
				r	b	r	b
Mukuloiden k.-aine-% — *Dry matter content (%) in the tuber yield*	31/7	Mukuloiden k.-aine-% — *Dry matter content (%) in the tuber yield*	5—6/10	+0.71*	+0.59*	+0.75*	+0.72*
Tuore varsistosato g — *Fresh weight yield of the haulms (g)*	»	Mukuloiden tuoreainemäärä g — *Fresh weight yield of the tubers (g)*	31/7	—0.39°	—0.03°	—0.15°	—0.01°
Varsiston k.-aine-% — *Dry matter content (%) in the haulm yield*	»	Mukuloiden k.-aine-% — *Dry matter content (%) in the tuber yield*	»	+0.46°	+0.44°	+0.40°	+0.29°
Varsiston k.-ainemäärä g — *Dry matter yield of the haulms (g)*	»	Mukuloiden k.-ainemäärä g — *Dry matter yield of the tubers (g)*	»	—0.50°	—0.09°	—0.18°	—0.03°
Tuore rönsysato g — *Fresh weight yield of the stolons (g)*	»	Tuore rönsysato g — *Fresh weight yield of the stolons (g)*	5—6/10	+0.54°	+0.8°	+0.16°	+0.33°
Mukuloiden lukumäärä kpl. — *Number of tubers*	»	Mukuloiden lukumäärä kpl. — *Number of tubers*	»	+0.47°	+1.06	+0.49°	+0.98°
Mukuloiden tuoreainemäärä g — *Fresh weight yield of the tubers (g)*	»	Mukuloiden tuoreainemäärä g — *Fresh weight yield of the tubers (g)*	»	—0.06°	—1.04°	+0.12°	+7.21°
Mukuloiden kuiva-ainemäärä g — *Dry matter yield of the tubers (g)*	»	Mukuloiden kuiva-ainemäärä g — *Dry matter yield of the tubers (g)*	»	—0.23°	—5.24°	+0.27°	+7.49°

oli niin ikään positiivisessa vuorosuhteessa varsiston varsinaisen kasvuajan pituuteen. Erittäin myöhäinen V 4 -klooni tuli taimelle ja aloitti kukintansa viimeisenä, täysin vuorosuhdelaskujen tulosten mukaisesti.

Ensimmäisessä nostossa korjatun mukuloiden kuiva-ainemäärän ja varsiston varsinaisen kasvuajan pituuden välillä vallitsi negatiivinen korrelaatio. Tästä vuorosuhteesta tarjosivat nopeasti tuleentunut SP 1 -klooni ja erittäin myöhäinen V 4 -klooni varsin havainnollisen esimerkin. Edellisen kuiva-ainesato oli merkitsevästi suurempi kuin useimpien muiden kloonien, kun jälkimmäinen sitä vastoin heinäkuun loppuun mennessä ei vielä ollut ehtinyt muodostaa yhtään mukulaa (taulukko 9).

Mukuloiden luku sekä niiden tuore- ja kuiva-ainemäärät syysnostossa olivat positiivisessa vuorosuhteessa varsiston varsinaisen kasvuajan pituuteen. Kloonien satomäärät suurenivatkin melko säännöllisesti sitä mukaa, kuin niiden kasvuaika piteni. Tästä huolimatta kaikkein myöhäisimmän kloonin (V 4) syysnoston mukulasato jäi verraten vähäiseksi (taulukko 9). Vuoden 1954 kasvukausi lienee siten ollut, pituudestaan huolimatta, liian lyhyt V 4 -kloonille, joka erittäin myöhäisenä ei sen aikana ilmeisesti vielä ehtinyt muodostaa täyttä mukulasatoaan.

Ominaisuuksia, jotka korrelaatiolaskujen valossa eivät olleet merkitsevässä vuorosuhteessa varsiston varsinaisen kasvuajan pituuteen, olivat mukuloiden luku ja tuoreainemäärä 31/7, mukuloiden kuiva-ainepitoisuus 31/7 ja 5—6/10 sekä varsiston hallankestävyys 4/10 (taulukko 12).

Eräissä vuorosuhdelaskussa otettiin lähtökohdaksi muita ominaisuuksia kuin varsiston varsinainen kasvuaika (taulukko 13). Useimpien näiden ominaisuuksien lukuarvojen välillä ei kuitenkaan todettu tilastollisesti merkitseviä vuorosuhteita. Tällaisia ominaisuuspareja olivat tuore varsistosato ja mukuloiden tuoreainemäärä 31/7, edelleen tänä ajankohtana määritetyt varsiston ja mukuloiden kuiva-ainepitoisuudet, varsiston ja mukuloiden kuiva-ainemäärät 31/7, tuoreet rönsysadot 31/7 ja 5—6/10, mukuloiden lukumäärät 31/7 ja 5—6/10, näiden tuoreainemäärät 31/7 ja 5—6/10 sekä näiden kuiva-ainemäärät 31/7 ja 5—6/10. Sitä vastoin osoittautui, että kummankin noston yhteydessä määritetyt mukuloiden kuiva-ainepitoisuudet olivat tilastollisesti luotettavassa positiivisessa vuorosuhteessa keskenään.

VIII. KROMOSOMITUTKIMUKSET

1. Kirjallisuuskatsaus

S. demissum × *S. tuberosum* -risteytyksestä polveutuvien F_1-kasvien somaattisten solujen kromosomiluvuksi on määritetty 60 (Rybin 1930, Becker 1939, Cooper ja Howard 1952, Howard ja Swaminathan 1952),

mikä on *S. demissum*in (36) ja *S. tuberosum*in (24) haploidisten kromosomilukujen summa. F_1-sukupolven kypsymisjakautumisissa on todettu erilaisia häiriöitä. SALAMANin (1929) mukaan 24 *demissum* -kromosomia muodostaa ensimmäisessä kypsymisjakautumisessa 24 *tuberosum* -kromosomin kanssa konjugoiden 24 bivalenttia; loput 12 *demissum* -kromosomia jäävät univalenteiksi ja jakautuvat sattumanvaraisesti tytärtumiin. BECKER (1939) totesi ensimmäisessä metafaasissa melko yleisesti 1—6 univalenttia; eräissä soluissa näkyi muutamia trivalentteja ja joskus neljän kromosomin muodostama ketju. Erillisiä pienoistumia muodostui useampaan kuin joka kolmanteen sporosyyttiin. SCHNELL (1948) sekä COOPER ja HOWARD (1952) havaitsivat solua kohti vähemmän kuin 12 univalenttia. He päättelivät univalenttien vähäisen lukumäärän johtuvan sisaruskromosomien keskisistä konjugaatioista. HOWARD ja SWAMINATHAN (1952) totesivat ensimmäisessä metafaasissa keskimäärin 0.187 tetravalenttia, 24.5 bivalenttia ja 10.252 univalenttia. Viimeksi mainittujen suuren lukumäärän johdosta anafaasit olivat hyvin säännöttömiä.

Perunan somaattisten mutanttien kromosomeja on toistaiseksi tutkittu vain aivan vähän ja tutkimukset ovat rajoittuneet yksinomaan *S. tuberosum* -lajiin. FRUWIRTHin (1929, s. 55) Kipfler -lajikkeessa toteama poikkeavanlaisen lehtimuodon omaava Blattkipfler -mutantti sekä LUNDENin (1937, s. 108) tutkima Jubel- perunan valkokukkainen muuttuma osoittautuivat kromosomistoltaan normaaleiksi. CARSON ja HOWARD (1944) eivät todenneet mitään eroa jättiläismutanttien ja normaalien perunakasvien mitoosissa. THOMAS (1945) ilmoitti todenneensa eräiden perunalajikkeiden jättiläismutanttien meioosissa ylimääräisen kromosomifragmentin. Tätä tutkimustulosta ei kuitenkaan ole voitu vahvistaa (STANTON 1952). HEIKEN (1960) totesi erään eristämänsä jättiläisen sekä muutamien muidenkin kasvutyypin mutanttien kromosomiluvun olevan normaali.

2. Tutkimusmenetelmät

Selostettavana olevassa työssä tutkittiin sekä meioosi- että mitoosikromosomeja. Tehtäessä preparaatteja siitepölyn emosoluista puserrettiin nuorien heteiden ponnen sisältö 1-%:seen aseto-orseiiniliuokseen. Värin annettiin vaikuttaa parin minuutin ajan emosoluihin ennen kuin ne peitelasia painamalla levitettiin ohueksi kerrokseksi objektilasille. Somaattisista solukoista tehtiin valmisteet noudattamalla TJIOn ja LEVANin (1950) kehittämää menetelmää. Sen mukaisesti pidettiin tutkittavaa solukkoa ensin 4—6 tunnin aika 0.002-normaalisessa oksikinoliiniliuoksessa. Tämän jälkeen suoritettiin maserointi ja alkuvärjäys lämmitetyssä seoksessa, jossa oli 9 osaa 2-%:sta aseto-orseiinia, sekä 1 osa 1-normaalista suolahappoa.

Lopullinen värjäys tapahtui 1-%:sessa aseto-orseiiniliuoksessa. Kestopreparaatteja tehtäessä käytettiin sulkemisaineena euparalia.

Valmisteiden valokuvaaminen suoritettiin Yliopiston Kuvalaitoksessa Leitzin tehtaan Panphot -merkkisellä mikrovalokuvauskoneella. Piirroksia tehtäessä käytettiin Zeiss-Winkel -mallista piirustuslaitetta.

Somaattista kromosomilukua määritettäessä tutkittiin kustakin kloonista vähintään viisi metafaasilevyä. Preparaatteja tehtiin eniten juurenpäistä. Lisäksi mikroskopoitiin varren kärjen kasvusolukon mitooseja. Näissä tutkimuksissa preparoitiin päätesilmusta esiin varren kärkikasvupiste. Siitä tehdyistä preparaateista määritettiin kasvupisteen uloimman solukerroksen, dermatogeenin, kromosomiluku.

3. Tutkimustulokset

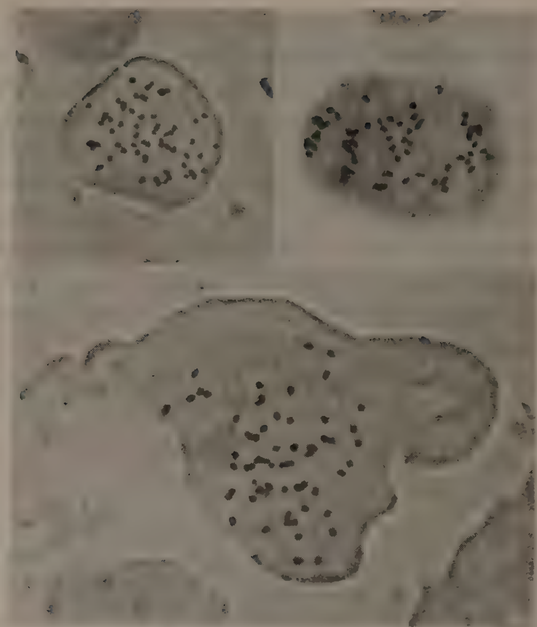
Kaikkien tutkittujen F_1-kloonien somaattisen kromosomiluvun todettiin olevan 60 (kuva 10). Kromosomien suuren lukumäärän ja pienen koon takia oli tutkimuksessa rajoituttava lähinnä vain kromosomiluvun tarkkaan määrittämiseen. Metafaasilevyjä mikroskopoitaessa näytti kuitenkin siltä, että kromosomeissa ei ollut tapahtunut mitään huomattavia rakenteen muutoksia.

Myöskään kypsymisjakautumisia tutkittaessa ei eri F_1-kloonien välillä todettu eroavuuksia. Kaikille klooneille oli ominaista, että niiden meioosin kulussa ilmeni useita säännöttömyyksiä. Profaasiasteella kromosomit olivat varsin pienikokoisia, mistä johtuen niistä ei meioosin tässä vaiheessa vielä voitu tehdä yksityiskohtaisia havaintoja. Meioosikromosomien konjugaatioita ja lukumäärää selvitettäessä olikin siksi rajoituttava tutkimaan vain metafaasilevyissä esiintyviä uni-, bi- ja multivalentteja.

Ensimmäisen kypsymisjakautumisen metafaaseissa (kuva 11) todettiin runsaasti univalentteja (taulukko 14). Tutkituissa 50 solussa univalenttien lukumäärä oli 6—12. Ketjumaisia tetra- ja trivalentteja esiintyi F_1-kloonien ensimmäisessä metafaasissa keskimäärin 0.28 + 0.14.

Taulukko 14. Kromosomien pariutuminen siitepölyn emosolujen ensimmäisen kypsymisjakautumisen metafaasissa (50 solusta tehtyjen havaintojen keskiarvot)
Table 14. Configurations of chromosomes at the metaphase of the first meiotic division in PMC; means of observations made on 50 cells

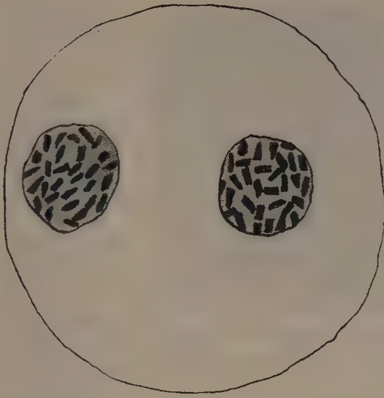
Aineisto *Material*	Kromosomiluku 2 n *Chromosome number 2n*	Tetravalentteja *Tetravalents*	Trivalentteja *Trivalents*	Bivalentteja *Bivalents*	Univalentteja *Univalents*
S. demissum	72	0.15	0.0	35.39	0.62
S. tuberosum, Rosafolia	48	1.34	0.72	18.15	4.18
F_1-kloonit — F_1 *clones*	60	0.28	0.14	25.07	8.32



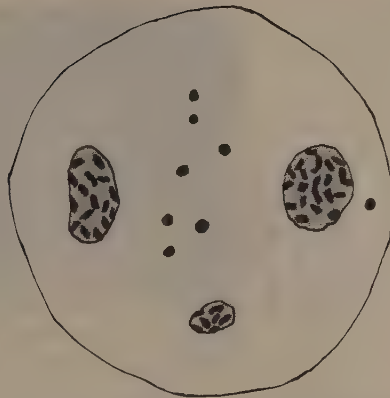
Kuva 10. SP 2 (ylh. vas.), V 2 (ylh. oik.) ja V 4 -kloonien (alh.) somaattisia soluja, joissa on 60 kromosomia. × 800.
Fig. 10. Somatic cells of SP 2 (top left), V 2 (top right), and V 4 clone (bottom) with 60 chromosomes. × 800.



Kuva 11. Ensimmäisen kypsymisjakautumisen metafaasi. Vas. SP 2 -klooni: 26 II + 8 I; oik. V 1 -klooni: 1 IV + 23 II + 10. I. × 2 800.
Fig. 11. Metaphase of the first meiotic division. SP 2 clone (left): 26 II + 8 I; V 1 clone (right): 1 IV + 23 II + 10 I. × 2 800.



Kuva 12. V 1 -kloonin säännönmukainen interkineesiaste. × 2 800.
Fig. 12. Normal interkinesis of V 1 clone. × 2 800.



Kuva 13. SP 4 -kloonin interkineesiaste, jossa esiintyy univalentteja sekä yksi pienoistuma plasmassa. × 2 800.
Fig. 13. Interkinesis of SP 4 clone showing univalents and one micronucleus in the plasm. × 2 800.

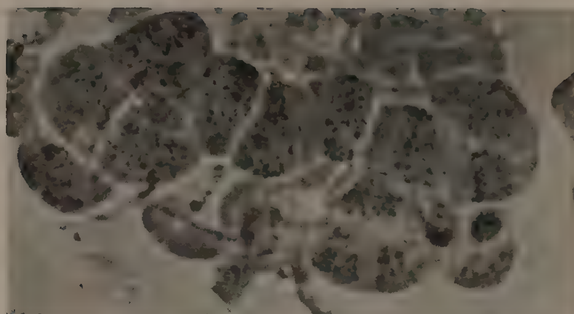
F_1-kloonien ensimmäisen kypsymisjakautumisen ana- ja telofaasit tapahtuivat joskus ilman näkyviä häiriöitä, jolloin siitepölyn emosoluun muodostui kaksi interkineesitumaa (kuva 12). Useiden emosolujen plasmassa ilmeni tässä vaiheessa kuitenkin erillisiä univalentteja sekä toisinaan yksi tai useampia pienoistumia varsinaisten tytärtumien ulkopuolella (kuva 13). Monet emosolut alkoivat surkastua jo ensimmäisen kypsymisjakautumisen anafaasista lähtien.

Tutkittujen F_1-kloonien siitepölyn emosolujen toinen kypsymisjakautuminen osoittautui yleensä säännöttömäksi. Ensimmäisen kypsymisjakautumisen läpäisseet univalentit kromosomit esiintyivät useimmiten hajallaan emosolun plasmassa, missä ne jakautuivat ryhmittymättä keskitasoihin (kuva 14).

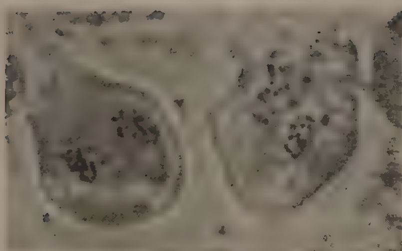
Jokaisessa yhdeksässä F_1-kloonissa tavattiin kuitenkin vähäisessä määrässä sellaisiakin emosoluja, joiden kromosomit toisen kypsymisjakautumisen tapahtuessa olivat normaalilla tavalla sijoittuneet metafaasilevyihin. Tällaisten emosolujen kromosomit esiintyivät kahdessa ryhmässä, joissa kummassakin oli haploidinen määrä (30) kromosomeja (kuva 15).

Toisen kypsymisjakautumisen metafaasia mikroskopoitaessa todettiin jokaisessa yhdeksässä F_1-kloonissa myös muutamia poikkeuksellisia metafaasilevyjä (kuva 16). Nämä sisälsivät 60 kromosomia, jotka olivat asettuneet yhtenä ryhmänä samaan tasoon.

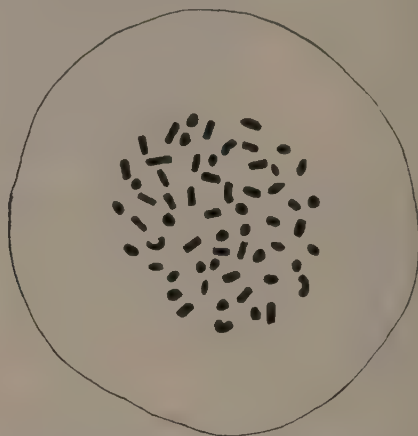
F_1-kloonien toisen kypsymisjakautumisen anafaasissa todettiin, että kromosomit eivät kulkeutuneet normaalilla tavalla neljään ryhmään, joista



Kuva 14. SP 4 -kloonin toisia kypsymisjakautumisia. × 800.
Fig 14. Second meiotic divisions of PMC in SP 4 clone. × 800.



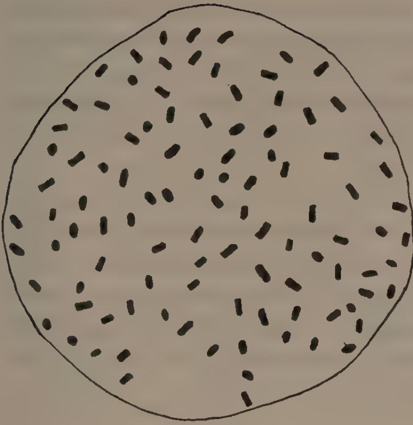
Kuva 15. V 4 -kloonin siitepölyn emosoluja, joissa on kaksi 30 kromosomia sisältävää II-metafaasilevyä. × 1 000.
Fig. 15. Pollen mother cells of V 4 clone with two II metaphase plates containing 30 chromosomes each. × 1 000.



Kuva 16. V 4 -kloonin toisen kypsymisjakautumisen poikkeuksellinen metafaasilevy. 60 I. × 3 000.
Fig. 16. Exceptional metaphase plate of the second meiotic division in V 4 clone. 60 I. × 3 000.

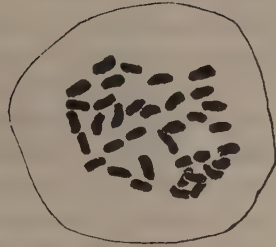
kukin olisi sisältänyt haploidisen määrän kromosomeja. Useimmiten kromosomit hajaantuivat säännöttömästi emosolun plasmaan (kuva 17). Toisinaan jakautuneet univalentit näyttivät kulkeutuvan kahteen ryhmään; eräissä soluissa todettiin kolminapaisia tumasukkuloita.

Meioosipreparaatteja tehtiin, paitsi kaikista yhdeksästä F_1-kloonista, myös kummastakin risteytysvanhemmasta. *S. demissum*in siitepölyn emosolujen meioosi osoittautui varsin säännölliseksi (taulukko 14). Konjugoivat kromosomit muodostivat useimmissa tapauksissa bivalentteja (kuva 18).



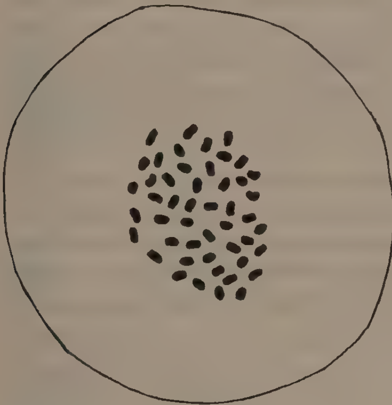
Kuva 17. V 2 -kloonin säännötön toinen kypsymisjakautuminen × 2 000.

Fig. 17. Irregular second meiotic divison in V 2 clone. × 2 000.



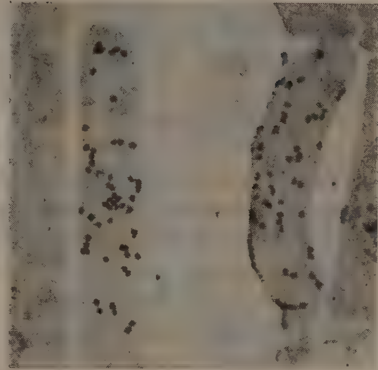
Kuva 18. *S. demissum*in ensimmäisen kypsymisjakautumisen metafaasi. 36 II. × 3 000.

Fig. 18. Metaphase of the first meiotic division in S. demissum. 36 II. × 3 000.



Kuva 19. Rosafolia -perunan toisen kypsymisjakautumisen poikkeuksellinen metafaasilevy. 48 I. × 3 000.

Fig. 19. Exceptional metaphase plate of the second meiotic division in Rosafolia. 48 I. × 3 000.



Kuva 20. Ensimmäisen takaisinristeytyspolven kloonien somaattisia soluja, joissa on 54 kromosomia. Vas. 455/1, risteytyksestä sinipunamukulainen F_1-kasvi × Rosafolia; oik. 409/2, risteytyksestä vaaleamukulainen F_1-kasvi × Rosafolia. × 800.

Fig. 20. Somatic cells of the first backcross generation clones with 54 chromosomes. On the left: 455/1 clone from the cross purple-tubered F_1 plant × Rosafolia; on the right: 409/2 clone from the cross white-tubered F_1 plant × Rosafolia. × 800.

Rosafolia -perunan ensimmäisen kypsymisjakautumisen metafaasissa esiintyi multi- ja univalentteja selvästi enemmän kuin *S. demissumissa* (taulukko 14). Myös toisessa kypsymisjakautumisessa todettiin eräitä säännöttömyyksiä, kuten mm. 48-kromosomisia metafaasilevyjä (kuva 19). Normaaleja jakautumisia todettiin Rosafolia -perunan siitepölyn emosoluissa silti paljon enemmän kuin epäsäännöllisiä.

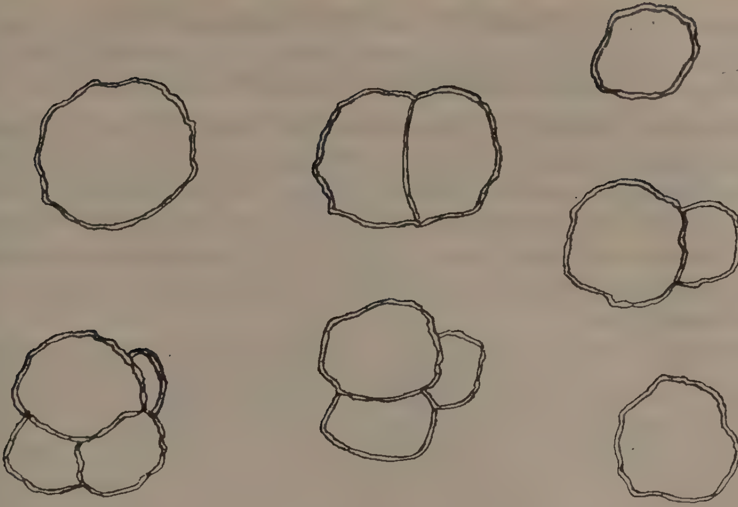
Ensimmäisen takaisinristeytyspolven kloonien somaattisia kromosomilukuja tutkittaessa todettiin ensinnäkin, että vaaleamukulainen F_1-kasvi × Rosafolia -risteytyksestä polveutuvan 409/2-kloonin kromosomiluku oli 54 (kuva 20). Viiden sinipunamukulainen F_1-kasvi × Rosafolia -risteytyksestä polveutuvan kloonin somaattiseksi kromosomiluvuksi todettiin niin ikään 54 (kuva 20); neljän muun tällaisen kloonin kromosomiluvut olivat 52, 53, 53 ja 55.

IX. SIITEPÖLYN LAATU

Tutkiessaan *S. demissum* × *S. tuberosum* -risteytyksestä saatujen F_1-kasvien siitepölyn laatua totesi BECKER (1939) siitepölyhiukkasten olevan vaihtelevan kokoisia. Suurin osa niistä oli tyhjiä tai sisälsi kuollutta solulimaa. Miltei kaikki F_1-sukupolven kasvit osoittautuivat itsesteriileiksi. Myös REDDICK (1943), SCHNELL (1948) sekä RUDORF ja SCHAPER (1951) mainitsivat *demissum* × *tuberosum* -risteytyksestä polveutuvien F_1-kasvien usein olevan itsesteriilejä.

Taulukko 15. Risteytysvanhempien ja muunnekloonien siitepölyn laatu
Table 15. Quality of pollen from the parents in the cross, and from the variant clones

Tutkitut kasvit *Plants investigated*	Tutkittujen siitepölyhiukkasten laatu — *Quality of the pollen grains investigated*: Fertiilejä — *Fertile*: Kpl *Number of grains*	Fertiilejä — *Fertile*: %	Martoja — *Sterile*: Kpl *Number of grains*	Martoja — *Sterile*: %
S. demissum	5 528	98.22	66	1.18
S. tuberosum, Rosafolia	5 792	89.11	708	10.89
SP 1	0	—	221	100
SP 2	0	—	580	100
SP 3	0	—	376	100
SP 4	0	—	890	100
V 1	0	—	296	100
V 2	0	—	384	100
V 3	0	—	236	100
V 4	0	—	256	100
V 5	0	—	304	100



Kuva 21. SP 2 ja V 1 -kloonien vaillinaisesti kehittynyttä siitepölyä × 900.
Fig. 21. Defective pollen of the SP 2 and V 1 clones × 900.

Kun selostettavana olevassa työssä mikroskopoitiin F_1-kloonien sekä niiden risteytysvanhempien siitepölyn emosolujen meioosia kesällä 1954, tutkittiin samalla myös niiden siitepölyn laatua. Mikroskopointia varten ravistettiin täysin kehittyneiden ponsien sisältöä objektilasilla olevaan 0.5-%:seen asetokarmiiniliuokseen (vrt. mm. von KESSELER 1930, KRANTZ ym. 1939). Mikroskopoitaessa katsottiin fertiileiksi sellaiset siitepölyhiukkaset, joiden solulima oli imenyt tasaisesti väriä ja joilla oli säännöllisen pyöreähkö muoto. Siitepölyn fertiliteetissä todettiin huomattava ero toisaalta F_1-kloonien, toisaalta niiden risteytysvanhempien välillä (taulukko 15).

Kummankin risteytysvanhemman heteistä varisi herkästi siitepölyä, joka asetokarmiinivärjäyksen perusteella osoittautui erittäin fertiiliksi. Sitä vastoin ei F_1-kasvien heteistä varissut siitepölyä lainkaan. Kun heteen ponsi avattiin, se näytti tyhjältä. Ponnen seinämistä irtosi muutamia vaillinaisesti kypsyneitä siitepölyn emosoluja. Nämä olivat kehittyneet erilaisiksi muodostumiksi: milloin monadeiksi, milloin dyadeiksi, triadeiksi tai tetradeiksi. Ne olivat säännöttömän muotoisia, useimmiten tyhjiä tai niiden solunsisällys oli kuollutta. Normaaleja tetradeja ja siitepölyhiukkasia ei F_1-kloonien heteistä löytynyt lainkaan (kuva 21). Kaikki tutkitut yhdeksän F_1-kloonia osoittautuivat siten täysin siitepölysteriileiksi, mikä niiden siitepölyn emosolujen meioosissa todettujen lukuisien säännöttömyyksien takia oli täysin odotettavissakin.

7 2896—61

X. TUTKIMUSTULOSTEN TARKASTELU

1. Kasvun ja kehityksen vegetatiivinen muuntelu

Tutkittaessa perunan eri ominaisuuksissa esiintyviä pysyvänluonteisia muutoksia, jotka jatkuvat kasvullisesta sukupolvesta toiseen, on todettu, että sanotunlainen muuntelu usein johtuu virustartunnasta (vrt. mm. RUDORF 1958, s. 136). Perunassa ilmenevän pysyvänluonteisen muuntelun laatua selvitettäessä on näin ollen välttämätöntä kiinnittää huomiota virustautien mahdolliseen esiintymiseen tutkittavana olevassa aineistossa (mm. HEIKEN 1958, 1960).

SP 1 -kloonin kehityksen rytmissä havaitut erikoispiirteet olivat jo ennen vuoden 1954 kenttäkokeen suorittamista antaneet aihetta epäillä tämän kloonin saaneen virustartunnan (LAURILA 1957, POHJAKALLIO ym. 1957). Tämän kysymyksen selvittämiseksi suoritettiin kasvipatologian laitoksella tutkimuksia; näissä voitiinkin mm. saastutuskokeiden ja serologisten tutkimusten perusteella osoittaa, että SP 1 -klooni on virustautinen (POHJAKALLIO ja KARHUVAARA 1960). Taudinaiheuttaja on todennäköisesti Y-virus. Muissa tutkituissa kahdeksassa F_1-kloonissa virustautia sitä vastoin ei todettu. Toisetkin SP-kloonit osoittautuivat erikoiskokeissa virustaudinaroiksi ja taudinkuva ilmeni niissä samanlaisena kuin SP 1 -kloonissakin. Sen sijaan V-kloonit osoittautuivat virustaudinkestäviksi.

Selostettavana olevassa työssä ilmeni, että Y-viroosi joudutti huomattavasti SP 1 -kloonin kehityksen rytmiä (taulukot 3—9). Tämä tutkimustulos on sopusoinnussa POHJAKALLION ja KARHUVAARAN (1960) havaintojen kanssa. Mainitut tutkijat totesivat viruksen tuntuvasti lyhentävän F_1-kloonien kukinta-aikaa sekä nopeuttavan mukulanmuodostumisen alkamista. Edelleen viroosi joudutti varsiston tuleentumista ja kuolemista, mistä johtui, että myös mukulasadon suurentuminen tyrehtyi verraten pian. LIHNELL (1943) mainitsee niin ikään viiruviroottisten perunoiden varsiston tuleentuvan aikaisin.

Viruksen aiheuttama taantuminen ei enentynyt F_1-kloonien myöhemmissä kasvullisissa sukupolvissa, vaan siirsi sairaan kloonin kehityksen rytmin uudelle tasolle, jolla se pysytteli jatkuvasti (POHJAKALLIO ja KARHUVAARA 1960). Tästä syystä oli aluksi vaikeata silmämääräisesti erottaa viruksen aiheuttamia ja muita pysyvänluonteisia muutosilmiöitä toisistaan.

Tutkitussa F_1-aineistossa esiintyi runsaasti myös viruksista riippumatonta, somaattisista mutaatioista johtunutta pysyvänluonteista muuntelua (värikuvaliite, kuvat 8, 9; taulukot 3—10). Mutaatioiden runsauteen on ilmeisesti ollut syynä jokin erityinen tekijä, todennäköisesti se, että tutkittujen kasvien solut sisälsivät kahdesta eri perunalajista saatua perintöainesta.

Useilla eliöillä suoritetut tutkimukset ovat osoittaneet, että tumassa ja solulimassa sijaitsevien perintötekijöiden kesken vallitsee kiinteä vuorovaikutus. Tavallisesti nämä osapuolet ovat vaikutukseltaan tasapainossa, ja sen vuoksi erilaiset elontoiminnat tapahtuvat normaalisti. Tasapainotila kuitenkin lakkaa mm. silloin, kun risteytyksen johdosta jommankumman tekijäryhmän vaikutuksen laatu tai voimakkuus muuttuu. Kasvussa ja kehityksessä voi tällöin ilmetä heikkoutta ja erilaisia säännöttömyyksiä; äärimmäisissä tapauksissa nämä häiriöt jopa aiheuttavat eliön kuoleman (vrt. mm. Müntzing 1960, s. 246). Toisaalta kuitenkin on havaittu, että jotkin uudet genomi- ja plasmoniyhdistelmät poikkeuksellisesti saattavat osoittautua normaalia edullisemmiksi; tällöin on risteytysjälkeläisissä ollut todettavissa ilmeistä kasvun voimistumista (Michaelis 1958).

S. demissum ja *S. tuberosum* -lajit poikkeavat toisistaan monien morfologisten ja fysiologisten ominaisuuksiensa sekä kromosomilukujensa puolesta (mm. Salaman 1926). *Solanum*- suvun systemaattisessa jaottelussa nämä lajit luetaankin kuuluviksi toisistaan suhteellisen etäällä sijaitseviin lajiryhmiin (vrt. mm. Swaminathan ja Howard 1953, s. 2). Erilaisuudestaan huolimatta *S. demissum* ja *S. tuberosum* ovat kuitenkin verraten helposti keskenään risteytettävissä.

Näiden lajien resiprookkisista risteytyksistä saatujen F_1-sukupolvien on todettu olevan erilaisia. Reddick (1934) mainitsee, että *S. demissum* × *S. tuberosum* -risteytyksestä polveutuvat F_1-kasvit muistuttavat varsin paljon emikasvivanhempaansa *S. demissum*ia. Vastavuoroisesta *S. tuberosum* × *S. demissum* -risteytyksestä saadussa F_1-sukupolvessa sitä vastoin esiintyy huomattavasti runsaammin intermediäärisiä ominaisuuksia. Pohjakallio (1951) totesi F_1-sukupolven kasvien mukulasatojensa puolesta muistuttavan enemmän emikasvivanhempaansa. Näiden tulostensa perusteella Pohjakallio pitää mahdollisena, että *S. demissum* ja *S. tuberosum* -lajien keskisistä risteytyksistä polveutuvien F_1-kasvien reaktio valojakson pituuteen nähden periytyisi suureksi osaksi emikasvivanhemman kautta. Rudorf ja Schaper (1951) mainitsevat, että vastavuoroisristeytyksistä saatujen F_1-kasvien marjanmuodostamiskyky vaihteli selvästi ja oli parempi niissä F_1-kasveissa, joissa *S. demissum* oli ollut emikasvivanhempana.

Eräät tutkijat ovat päätelleet genomin ja plasmonin välisen erilaisuuden toisinaan voivan jopa lisätä mutaatiofrekvenssiä. Tällaisten mutaatioiden yksityiskohtainen selvittäminen lienee kuitenkin siinä määrin vaikeata, että vasta laajojen tutkimusten turvin on mahdollista saada luotettava käsitys sanotusta syystä aiheutuneiden periytyvien muutosten laadusta. Stubbe (1935) katsoi kuitenkin röntgensäteilyttämiskokeidensa tulosten osoittavan, että *Epilobium hirsutum* -lajin geenit mutatoituvat herkemmin sijaitessaan toisen lajin solulimassa kuin ollessaan oman lajin plasmassa. Michaelis (1947, 1949, 1958) päättelee *Epilobium* -lajien risteytyssukupolvia tutkies-

saan saamiensa tulosten osoittavan, että tumageenit saattavat aiheuttaa pysyviä muutoksia (mutaatioita) plasmageeneissä; toisaalta yksittäiset tumageenit Michaelisin mukaan mutatoituvat herkästi tiettyjen plasmonien vaikutuksesta. Cramer (1954, s. 224) puolestaan mainitsee somaattisia mutaatioita esiintyvän suhteellisen runsaasti risteymäkasveissa. Böhmer (1954) oksastuskokeiden tulokset jopa viittaavat mahdollisuuteen, että tomaatin hedelmän rakenteen, muodon ja värityksen muutoksina ilmenevien mutaatioiden määrä lisääntyisi silloin, kun oksastuskomponentteina käytetään toisistaan poikkeavia lajikkeita.

Onkin pidettävä hyvin todennäköisenä, että genomin ja plasmonin välinen erilaisuus saattaa joissakin tapauksissa aiheuttaa mutaatioiden määrän lisääntymistä. Kun *S. demissum* ja *S. tuberosum* -lajien plasmonit edellä selostettujen resiprookkisten risteytysten tulosten mukaan ilmeisesti ovat huomattavasti erilaiset (vrt. myös Rieger ja Michaelis 1954, s. 106), on näin ollen ajateltavissa, että sanottujen perunalajien risteytysjälkeläisissä tapahtuisi tavallista enemmän periytyviä muutoksia.

Selostettavana olevassa työssä saatujen tutkimustulosten mukaan seitsemän virustauditonta muunnekloonia jakautui ainakin neljään erilaiseen tyyppiin: a) SP 2 ja SP 3, b) V 1, V 2 ja V 3, c) V 4 sekä d) V 5, jotka poikkesivat sekä mutatoitumatonta alkutyyppiä edustavasta SP 4-kloonista että toisistaan antosyaaniväritykseensä (värikuvaliite, kuvat 8, 9; taulukko 10) ja kehityksensä rytmin (taulukot 3—9) puolesta merkitsevästi erilaisina mutantteina. Eräät tutkimustulokset (taulukot 3—9) viittaavat mahdollisuuteen, että kaikkikin muunnekloonit olisivat erilaisia. Mutaatiofrekvenssiä on näin ollen pidettävä korkeana; nämä seitsemän kloonia on nimittäin vuosina 1951—53 valittu vain 404 perunayksilöä käsittävästä aineistosta (vrt. sivu 10). Tutkimuksen kohteena olleessa F_1-sukupolvessa on lisäksi todettu muitakin mutaatioita kuin selostettavana olevassa työssä havaitut (vrt. Pohjakallio ja Karhuvaara 1960). Vaikka mutaatioita esiintyi runsaimmin aikaisimmissa kasvullisissa F_1-sukupolvissa, ilmeni niitä siis jossakin määrin myöhemminkin.

Näissä seitsemässä muunnekloonissa tapahtuneiden somaattisten mutaatioiden kokonaismäärä on kuitenkin varmaan ollut vielä huomattavasti suurempi kuin mitä tässä tutkimuksessa on havaittu. Useiden mutaatioiden vaikutus esim. kehityksen rytmiin ja kasvin elontoimintoihin on saattanut olla niin vähäinen, ettei se kenttäkokeessa ole ollut todettavissa. Kun edelleen tiedetään, että suurin osa kaikista ns. geenimutaatioista on peittyviä, lienee monien tapahtuneiden mutaatioiden vaikutus tutkituissa F_1-klooneissa jäänyt kokonaankin ilmenemättä.

Kehityksen rytmin muuntelua tutkittaessa on varsiston varsinaisen kasvuajan pituus osoittautunut erittäin käyttökelpoiseksi mittapuuksi (taulukko 4). Jo pelkästään tämä ominaisuus on tehnyt mahdolliseksi todeta

useiden kloonien välillä merkitseviä eroavuuksia. Kehityksen rytmi kuvastui tämän lisäksi pitkin kasvukautta erilaisissa kehitystapahtumissa, kuten taimimisessa, kukinnan alkamisessa sekä varsisto-, rönsy- ja mukulasatojen määrissä eri korjuuaikoina. Näiden määritysten turvin oli mahdollista täydentää olennaisesti kloonien kasvusta ja kehityksestä saatavaa kuvaa.

Kasvukauden 1954 sääsuhteet olivat perunalle varsin suotuisat (vrt. sivu 15). F_1-kloonit saivat kasvaa ja kehittyä ilman hallan aiheuttamia keskeytyksiä lokakuun alkuun saakka. Näissä oloissa ilmeni mm. kahden myöhäisimmän kloonin (V 4:n ja V 5:n) pitkä kasvuaika erittäin selvästi (taulukot 3—9). Laurila (1957) on Viikissä suorittamissaan kenttäkokeissa päätynyt samanlaiseen käsitykseen näiden kahden muunnekloonin kehityksen rytmistä. Vaaleamukulainen V 5 -klooni (Laurila, klooni 1395) muodosti vuosina 1951—53 merkitsevästi runsaamman mukulasadon kuin mutatoitumaton SP 4 -klooni (Laurila, klooni 1 396). Toisaalta V 4 -klooni (Laurila, klooni 1 392) ehti Laurilan kolmivuotisten koetulosten mukaan muodostaa vain vähäisen perunasadon, jonka kuiva-ainepitoisuus lisäksi oli merkitsevästi pienempi kuin V 5 (1 395) ja SP 4 (1 396) -kloonien. Laurilan edellä esitetyt koetulokset tukevat siis käsitystä, että selostettavana olevassa työssä tutkituista muunneklooneista V 4 ja V 5 poikkeavat kehityksen rytmiltään selvästi, paitsi toisistaan, myös alkutyyppiä edustavasta SP 4 -kloonista.

Tutkitussa F_1-aineistossa tapahtuneiden kehityksen rytmin muutoksia aiheuttaneiden somaattisten mutaatioiden luonteesta antavat lisävalaistusta Pohjakallion ym. (1957) suorittamien päivänpituuskokeiden tulokset; näissä kokeissa oli mukana mm. useita selostettavana olevassa työssä tutkittuja klooneja. Sanotussa julkaisussa mainitut kloonit vastasivat vuoden 1954 kenttäkokeessa olleita klooneja seuraavasti: klooni 1 = SP 3, 2 ja 3 = SP 2, 4 = SP 1, 5 = V 1, 6 = V 3, 7 ja 8 = V 4 sekä 10 = V 5. Vuosina 1953 ja 1954 Viikissä suoritetuissa kokeissa pitkä valojakso hidasti V 5 -kloonin kasvullista kehitystä selvästi enemmän kuin SP 3 ja V 1 -kloonien. Pitkän päivän oloissa V 5 -kloonin varsisto oli erityisesti syysnoston tapahtuessa rehevämpikasvuista kuin kahden muun F_1-kloonin (SP 3 ja V 1); tämän lisäksi V 5 -kloonin rönsystö jatkoi kasvuaan pitempään kuin SP 3:n ja V 1:n. Vuosina 1955 ja 1956 suoritetuissa kokeissa tutkittiin eräiden toisten F_1-kloonien valojaksollista reaktiota. Näissä kokeissa pitkän päivän kasvullista kehitystä hidastava vaikutus ilmeni selvimmin V 4 -kloonissa. Huomattavasti vähäisempänä tämä vaikutus ilmeni SP 2 ja V 3 -kloonien kehityksen rytmissä. Pohjakallio ym. päättelivät koetulostensa perusteella, että näiden samasta perunayksilöstä suvuttomasti polveutuvien F_1-kloonien välillä on todettavissa eroavuuksia niiden suhtautumisessa valojakson pituuteen, ja että tästä syystä niiden välillä ilmenee aikaisuuseroja silloin, kun niitä viljellään pitkän päivän oloissa.

Vuoden 1954 kenttäkokeen myöhäisimmät kloonit (V 4 ja V 5) osoittautuivat täten edellä selostetuissa päivänpituuskokeissa muita tutkittuja F_1-klooneja tyypillisemmiksi lyhyenpäivänkasveiksi. Tästä syystä näyttää todennäköiseltä, että erityisesti näiden kahden kloonin erkaantuessa normaalityypistä on tapahtunut yksi tai useampia sellaisia somaattisia mutaatioita, joiden takia mainitut kloonit ovat valojaksoreaktioltaan muuttuneet kohti emikasvivanhemmalle, *S. demissum*ille, ominaista lyhyen päivän tyyppiä. V. 1954 näistä klooneista erkaantui uusi klooni, joka oli edellä mainittuja vielä myöhäisempi, ja tästä kloonista v. 1955 edelleen klooni, joka oli kaikkein myöhäisin (POHJAKALLIO ja KARHUVAARA 1960). Mutaatiot siis muuttivat V-klooniaineistoa jatkuvasti *S. demissum*in suuntaan, mikä viittaa siihen, että F_1-kloonien hedekasvivanhemmaltaan (*S. tuberosum*) saamat vieraaseen (*S. demissum*) plasmaan joutuneet aikaisuuteen vaikuttavat geenit olivat verraten labiilit ja herkästi mutatoituivat tehottomiksi. Vastaavanlaisia mutaatioita tapahtuu ilmeisesti myös viljellyssä perunassa: *S. tuberosum*issa verraten usein esiintyvien jättiläismutanttien on katsottu palautuneen fotoperiodisilta ominaisuuksiltaan samanlaisiksi lyhyenpäivänkasveiksi, jollaisia ovat Etelä-Amerikassa kasvavat viljellyn perunamme esivanhemmat (mm. HAWKES 1947). Kasvultaan ja kehitykseltään V 4 ja V 5 -kloonit edustanevat näin ollen jättiläismutanttityyppiä. Pitkän päivän oloissa niiden kehityksen rytmi hidastui; tämä ilmeni mm. siten, että kasvuaika piteni ja rönsynmuodostus oli runsasta. Edelleen oli näille kahdelle kloonille — kuten muillekin vaaleamukulaisille mutanteille — ominaista normaalia huomattavasti runsaampi kukinta. Vastaavasti on todettu, että sekä tutkittujen F_1-kloonien emikasvivanhemmalla, *S. demissum*illa, että *S. tuberosum*in jättiläismutanteilla on, niitä pitkän päivän oloissa viljeltäessä, pitkä kasvuaika; niin ikään ne muodostavat tällöin runsaasti rönsyjä ja kukkia (mm. POHJAKALLIO 1951, HEIKEN 1960).

Vaaleamukulaiset mutanttikloonit poikkesivat lisäksi muuttumatonta perustyyppiä edustavasta SP 4:stä samoin kuin kaikista muistakin sinipunamukulaista F_1-klooneista siten, että ne osoittautuivat virustaudinkestäviksi (POHJAKALLIO ja KARHUVAARA 1960). Tässäkin kohdin ne muistuttivat emikasvivanhempaansa. Aivan vastaavasti on sellaisissa tutkimuksissa, joissa on selvitetty virustautien mahdollista osuutta *S. tuberosum*in jättiläistyyppien syntymiseen, todettu näiden tyyppien olevan virustaudittomia (vrt. mm. SWAMINATHAN ja HOWARD 1953, s. 147).

V 1, V 2 ja V 3 -kloonit osoittautuivat vuoden 1954 kenttäkokeessa kehityksensä rytmiltä hieman myöhäisemmiksi kuin normaalia alkutyyppiä edustava SP 4 -klooni (taulukot 3—9). Tästä syystä näyttää ilmeiseltä, että somaattiset mutaatiot ovat muuttaneet myös näitä klooneja kantakloonia tyypillisemmiksi lyhyenpäivänkasveiksi· tapahtuneet mutaatiot ovat V 1, V 2 ja V 3 -klooneissa kuitenkin aiheuttaneet selvästi vähäisempiä muutok-

sia kuin V 5 ja varsinkin V 4 -kloonissa. Sinipunamukulaisissa F_1-klooneissa ei puolestaan ole ollut havaittavissa selvää kehityksen rytmin hidastumista; varsiston varsinaisen kasvuajan pituudessa ei SP 2, SP 3 ja SP 4 -klooneissa todettu merkitsevää eroa (taulukko 4). Samalla viiden V-kloonin ja kolmen virustaudittoman SP-kloonin muodostamien kahden klooniryhmän kehityksen rytmiä vertailtaessa ilmeni (taulukko 11), että ensin mainittu ryhmä muutamien ominaisuuksiensa, kuten taimimisaikansa sekä eräiden varsisto-, rönsy- ja mukulasatojensa puolesta poikkesi sinipunamukulaisten kloonien ryhmästä selvästi jättiläismutantin tyypin suuntaan.

Vaaleamukulaisten mutanttikloonien kehityksen rytmiä tutkittaessa todettiin niiden olevan — kuten edellä ilmeni — vaihtelevassa määrin jättiläistyyppisiä (taulukot 3—9). Tämä tulos on sopusoinnussa *S. tuberosum*in jättiläismutanteista saadun kokemuksen kanssa (mm. Yarwood 1946, Stanton 1952, Heiken 1960). Varsinkin Heiken on seikkaperäisesti selvittänyt eriasteisten jättiläistyyppien esiintymistä ja ominaisuuksia. Runsaimmin eli neljää eri tyyppiä edustavia jättiläisiä Heiken löysi Bintje -perunasta. Eigenheimerista niitä löytyi kolme, Up-to-date -lajikkeesta kaksi sekä Majestic, Gladstone, Saga ja Heida -lajikkeista kustakin yksi.

Heiken totesi näiden jättiläistyyppien välillä muutamia ilmeisiä eroavuuksia. Mukuloiden lepokausi, jonka aikana ne — normaaleissa varastoimisoloissa säilytettyinä — eivät itäneet, osoittautui jättiläismutanttien mukuloissa useimmiten selvästi pitemmäksi kuin kantamuodon mukuloissa. Bintje -perunan jättiläismutanteissa tämä ero oli 1—8 päivää, Eigenheimerissa 20—22 päivää sekä Up-to-date -lajikkeessa 4—13 päivää. Jättiläisten kasvuajoissakin ilmeni eräitä selviä eroja. Bintje -perunan jättiläiset osoittautuivat kuivuudenkestävyydeltään yleensä normaalia Bintjeä paremmiksi, ja eräät niistä olivat kantamuotoaan selvästi satoisampia. Eigenheimerin jättiläismutantit olivat sitä vastoin — samoin kuin Eigenheimer itsekin — kuivuudenarkoja; niiden joukossa ei ollut kuin yksi kantamuotoa hieman satoisampi tyyppi. Up-to-date -lajikkeen jättiläismutantit osoittautuivat liian myöhäisiksi Ruotsin viljelysoloissa; niiden mukulasadot jäivät Heikenin kokeissa kantamuodon satoa selvästi pienemmiksi.

Heikenin esittämät samoin kuin myös selostettavana olevassa työssä saadut tutkimustulokset osoittavat, että perunan jättiläismutantit ovat yleensä kantamuotoaan selvästi myöhäisempiä. Täysin tuleentuneina korjatut jättiläismutantit antavat useissa tapauksissa enemmän mukulasatoa kuin normaalit tyypit. Ruotsissa on v. 1954 laskettu kauppaan jättiläistyyppiä edustava lajike Jätte-Bintje; se on eri puolilla maata suoritetuissa kokeissa osoittautunut 1—12 % kantamuotoaan satoisammaksi (vrt. Heiken 1960, s. 89).

Vaaleamukulaisissa mutanttiklooneissa esiintyi niukan antosyaanivärityksen ohella — kuten edellä on selostettu — eräitä muitakin erikoispiirteitä.

Sellaisia olivat virustaudinkestävyys (POHJAKALLIO ja KARHUVAARA 1960), runsas kukinta sekä hidastunut kehityksen rytmi (taulukot 3—9). Nämä ominaisuudet olivat tutkitun aineiston puitteissa toisiinsa täysin kytkeytyneet, joten on lähellä ajatus, että ne ovat johtuneet yhden ainoan tai vain muutaman toisiinsa kytkeytyneen periytyvän tekijän mutatoitumisesta. Vastaava mahdollisuus tuntuu huomionarvoiselta muissakin tapauksissa, joissa eri ominaisuuksien keskistä korrelaatiota on ilmennyt.

Korrelaatiot ovat yleensä olleet tilastollisesti luotettavammat koko tutkitun klooniaineiston kuin virustaudittomien kloonien puitteissa (taulukot 11 ja 12). Tämä johtunee siitä, että virustauti on muuttanut perunan eräitä ominaisuuksia (taimimisaika, kukinnan alkaminen, varsiston varsinainen kasvuaika, varsiston sato, rönsynmuodostus, mukulanmuodostusaika) vastakkaiseen suuntaan kuin somaattiset mutaatiot (taulukot 3—9).

Virustaudittomien kloonien seuraavat ominaisuudet näyttävät korrelaatiolaskujen tulosten valossa kytkeytyneen varsiston varsinaisen kasvuajan pituuteen: heinäkuun lopussa mitattu varsiston korkeus ja samanaikaisesti korjatut varsiston tuore- ja kuiva-ainemäärät, varsiston kuiva-ainepitoisuus ja edelleen kummankin noston rönsysadot.

Sitä paitsi varsiston varsinaisen kasvuajan pituuden sekä syysnoston mukulasadon määrän ja kuiva-ainepitoisuuden keskisiä vuorosuhteita kuvaavat positiiviset korrelaatiokertoimet olivat verraten suuret, joskaan eivät tilastollisesti luotettavat (taulukko 12). Onkin ilmeistä, että hyvin myöhäiset perunakloonit eivät Suomen olosuhteissa ehdi useimpina kesinä muodostaa suurta mukulasatoa (vrt. sivu 41), joten ko. korrelaatio ei täällä useinkaan voine ilmetä suoraviivaisena. Kuitenkin virustaudittomat sinipuna- ja vaaleamukulaiset kloonit erosivat suotuisana kesänä 1954 suoritetuissa kokeissa näissä suhteissa tilastollisesti luotettavasti toisistaan (taulukko 11). Lisäksi samasta aineistosta suoritetut muut tutkimukset (LAURILA ja ANTILA 1956; POHJAKALLIO ym. 1957) tukevat käsitystä, että nämä ominaisuudet ovat ainakin jossakin määrin toisiinsa kytkeytyneitä.

2. Antosyaanivärityksen muuntelu

Selostettavana olevassa työssä tutkittujen F_1-jättiläismutanttien todettiin olevan eräissä tärkeissä kohdin yhdenmukaisia *S. tuberosum*in jättiläistyyppien kanssa. Viljellyssä perunassa tavatuista jättiläisistä V-kloonit kuitenkin poikkesivat mm. niukan pigmenttivärityksensä takia. Ensin mainittujen mutanttien antosyaanivärityksen on nimittäin todettu olevan normaalia voimakkaampi (REILING 1927, M'INTOSH 1945, MANNER 1953, HEIKEN 1958, 1960). V-kloonit muistuttivat mukulansa väriltä emikasvivanhempaansa, *S. demissum*ia. Kun *S. tuberosum*in jättiläismutanteissa säännöllisesti esiintyy normaalia vahvempi antosyaaniväritys, voitaneen tämän

katsoa viittaavan siihen, että ainakin jossakin nykyisten *tuberosum* -lajikkeiden esivanhemmassa on ollut erittäin voimakas antosyaaniväritys (vrt. SALAMAN 1926, s. 4, SAULI 1941, s. 8).

Tutkitussa klooniaineistossa todettiin korrelaatiota eräiden elinten antosyaanivärityksessä. Erittäin selvä vuorosuhde ilmeni tutkittaessa mukuloiden, varsiston, rönsyjen ja lehtien pintasolukoiden väriä (värikuvaliite, kuvat 8, 9).

*S. demissum*in mukulan pintasolukoiden antosyaaniväritystä ei tiettävästi ole aikaisemmin yksityiskohtaisesti tutkittu. Tämän perunalajin mukuloiden on mainittu olevan väriltään vaaleita tai sinipunaisia (SALAMAN 1926, s. 29, SCHNELL 1948, s. 186). Selostettavana olevassa työssä emikasvivanhempana käytetyn *S. demissum* -kannan mukulan väri oli vaalea. Pimeässä pidetyssä mukulassa ei väriainetta esiintynyt ollenkaan; valossa muodostui kuoren uloimpiin soluihin kuitenkin sinipunaista antosyaania. Rosafolian mukulan korkkikerroksessa puolestaan todettiin aina punaista antosyaania; tämä tulos on sopusoinnussa aikaisempien tutkimustulosten kanssa (vrt. KLAPP 1928, s. 110).

Mutatoitumattoman F_1-kloonin mukulan väri oli sinipunainen; väriä esiintyi aina peridermissä ja mukuloita valossa pidettäessä myös uloimmissa kuoren soluissa. F_1-sukupolven alkuperäinen mukulan pintasolukoiden antosyaaniväritys esiintyi muuttumattomana kaikkien neljän sinipunamukulaisen F_1-kloonin mukuloissa. Tämän värityksen laatua lähemmin tutkittaessa ilmeni, että F_1-sukupolveen oli periytynyt molemmilta risteytysvanhemmilta niille ominainen antosyaanin sijaintitapa. Sinipunamukulaisten F_1-kloonien mukuloita valossa pidettäessä alkoi niiden uloimpiin kuoren soluihin muodostua sinipunaista antosyaania. Tässä kohdin nämä F_1-kasvit muistuttivat siis emikasvivanhempaansa *S. demissum*ia. Hedekasvivanhemman, Rosafolia-lajikkeen, mukaisesti esiintyi peridermissäkin antosyaania. Tämä oli kuitenkin väriltään sinipunaista; ilmeisesti oli Rosafolian periyttämä peridermin punainen antosyaani muuttunut sinipunaiseksi *S. demissum*ilta saadun perintöaineksen vaikutuksesta.

Vaaleamukulaisten F_1-kloonien mukuloiden peridermissä ei ollut — käytännöllisesti katsoen — lainkaan antosyaania; se oli hävinnyt somaattisen mutatoinnin johdosta. Kuorisolukon värityksessä ei sen sijaan ollut tapahtunut muutosta, vaan uloimmat kuoren solut muodostivat sinipunaista antosyaania silloin, kun mukuloita pidettiin valossa.

Antosyaanin sijaintitapaan perunan muiden elinten kuin mukuloiden pintasolukoissa on tähän mennessä kiinnitetty vain vähän huomiota. ASSEJEVA (1930) päätteli, että perunan mukulan ja varren värityksen voimakkuuden kesken on olemassa sangen selvä positiivinen vuorosuhde. Varren pigmenttiä sisältävät solut kuuluvat Assejevan käsityksen mukaan pääasiassa epidermiksen alaiseen solukkoon. Jos mutaatio kohdistuu vain kas-

vin epidermikseen, pysyy varren väritys kantamuotoon verrattuna melkein muuttumattomana.

Selostettavana olevassa työssä todettiin antosyaanin mutatoinnin johdosta hävinneen samanaikaisesti sekä mukuloiden peridermistä että varsiston ja rönsyjen nivelvälien sekä lehtien epidermiksestä (värikuvaliite, kuvat 8, 9). Nämä muutokset esiintyivät yhtäläisinä kaikissa viidessä V-kloonissa. Toisaalta todettiin, että näiden elinten pintasolukoiden antosyaaniväritys neljässä sinipunamukulaisessa F_1-kloonissa sekä tutkituissa ensimmäisen takaisin risteytyspolven klooneissa oli keskenään täysin samanlainen. Tämä kummassakin klooniryhmässä todettu yhdenmukaisuus on ilmeisenä osoituksena siitä, että mukuloiden, varsiston, rönsyjen ja lehdistön pintasolukoiden antosyaanivärityksen kesken vallitsee kiinteä riippuvuussuhde.

Antosyaanin samanaikainen häviäminen sekä peridermistä että epidermiksestä mutatoinnin johdosta samoin kuin sen palautuminen takaisinristeytyksen takia näihin solukkoihin antaa aihetta päätellä, että sanotut solukot ovat keskenään homologisia. Peridermi on siten peräisin — käytännöllisesti katsoen kokonaan — epidermiksestä. Tämä johtopäätös on sopusoinnussa eräiden *S. tuberosum*in mukuloiden korkkisolukon ontogeneettistä alkuperää valaisevien tutkimustulosten kanssa (Assejeva 1930, Dorst 1952).

Tutkittujen F_1-kloonien kukan väri ei näyttänyt lainkaan kytkeytyneen päällysketon eikä mukulan peridermin antosyaaniväritykseen, vaan muunteli niistä riippumatta (taulukko 10). SP 2, SP 3 ja V 5 -kloonit poikkesivat vaalean sinisen teriönsä värin puolesta selvästi sekä normaalia alkutyyppiä edustavasta SP 4 että V 4 -kloonista; näiden kahden kloonin samoin kuin myös niiden emikasvivanhemman, *S. demissum*in, kukan väri oli sinivioletti. Tässä tapauksessa mutatointi ei siis muuttanut F_1-aineiston ominaisuutta *S. demissum*in suuntaan, mikä viittaa siihen, että teriön väriin vaikuttavat periytyvät tekijät eivät ole olleet kytkeytyneitä myöskään perunan vegetatiivisen kehityksen nopeutta säätäviin periytyviin tekijöihin. Epidermiksen (peridermin) ja teriön antosyaanivärityksen keskisen korrelaation puuttuminen saattaa tosin johtua myös siitä, että epidermistä muodostava kasvusolukko ei ole ollenkaan tai ainakaan sanottavasti osallistunut teriön kehitykseen. Tämä otaksuma perustuu eräisiin muilla kasveilla suoritettuihin, kukan ontogeneettistä kehitystä valaiseviin tutkimustuloksiin. Esim. Satina ja Blakeslee (1941) ovat todenneet, että *Datura stramonium*in teriö ei synny epidermistä muodostavasta, vaan pääasiassa sen alaisesta, siihen välittömästi rajoittuvasta kasvusolukosta.

Tutkitussa F_1-klooniaineistossa havaittua kukan värin muuntelua (taulukko 10) vastaavia mutantteja tunnetaan *S. tuberosum*issa runsaasti. Niitä ovat selostaneet mm. Einecke (1919), Oberstein (1919), von Rudno (1925), Klapp (1928), Salaman (1930), Lunden (1937), M'Intosh (1945) sekä

RIEMAN ym. (1951). Useimmiten on tällöin värillinen kukka muuttunut valkoiseksi. Eri tutkijoiden käsitykset kukan väriin vaikuttavista geeneistä sekä kukan ja muiden kasvinosien värityksen keskisistä vuorosuhteista ovat vielä ristiriitaiset (vrt. mm. SWAMINATHAN ja HOWARD 1953, s. 134).

Korkeampien kasvien verson kasvupisteelle ja siitä kehittyvälle versolle on ominaista, että uloimpana on yksi tai muutama vaippamainen solukerros, jonka solut normaalisesti jakautuvat vain pinnanvastaisin väliseinin (vrt. mm. HAYWARD 1938, s. 65). Jos jossakin tällaisessa itsenäisesti lisääntyvässä solukerroksessa tapahtuu somaattinen mutaatio, se johtaa suhteellisen helposti periklinaalikimairan syntymiseen (mm. ASSEJEVA 1930, DERMEN 1947, HAAN 1952, BERGANN 1955).

Tutkitussa F_1-sukupolvessa todettu antosyaanivärin häviäminen epidermiksestä ja sen johdannaissolukosta antoi aihetta otaksua, että vaaleamukulaiset mutanttikloonit olisivat periklinaalikimairoja.

Tätä kysymystä pyrittiin selvittämään tutkimalla myöhäissilmusta kehittyneiden kasvien mukuloiden väritystä (kuvat 4—7). Mainittua menetelmää soveltamalla saatiin hedekasvivanhemmasta (Rosafoliasta) ja sinipunamukulaisista F_1-klooneista kehitetyksi väritykseltään normaaleja mukuloita. Tällainen tulos niiden kohdalla oli odotettavissakin, koska sekä Rosafolian että SP-kloonien mukuloiden värityksessä ei ilmeisesti ollut tapahtunut perinnöllisiä muutoksia. Kuitenkin myös vaaleamukulaisten F_1-kasvien myöhäissilmuista kehittyneet kasvit muodostivat samanlaisia vaaleita mukuloita kuin vaaleamukulaiset F_1-mutantit. Tämä osoittaa, että somaattinen mutaatio, joka aiheutti värin häviämisen mukuloiden peridermistä, vaikutti myös mukuloiden sisäsolukkoihin. On siis todennäköistä, että vaaleamukulaiset F_1-kloonit eivät olleet periklinaalikimairoja, vaan ilmeisesti homogeenisiä geneettiseltä solukkorakenteeltaan.

Epidermiksen (peridermin) antosyaanivärin häviämisen aiheuttaneen perinnöllisen muutoksen luonnetta pyrittiin selvittämään myös tutkimalla F_1-kloonien hedelmöityksen tuloksena syntyneitä jälkeläisiä. Näitä saatiin kehitetyksi vain sellaisista risteytyksistä, joissa F_1-kloonit oli pölytetty hedekasvivanhemman, Rosafolia -perunan, siitepölyllä.

Ensimmäisen takaisinristeytyspolven mukulat olivat tällöin sinipunaisia ja pigmentin sijainti niiden pintasolukoissa oli aivan samanlainen kuin sinipunamukulaisissa F_1-klooneissa. Vaaleamukulaisen F_1-kasvin ja Rosafolian keskisen risteytyksen tulokseksi saatiin näin ollen jälkeläiskasveja, joiden mukulan peridermissä kehittyi sinipunaista antosyaania; risteytys oli siis palauttanut peridermiin antosyaanin, joka mutatoinnin johdosta oli sieltä aikaisemmin hävinnyt. Takaisinristeytyksen johdosta antosyaaniväritys palautui niin ikään epidermikseen (kuvat 8, 9).

Takaisinristeytyspolven kasvien eri elinten pintasolukoiden värin perusteella ei kuitenkaan voida varmasti päätellä, oliko F_1-sukupolvessa epider-

miksen (peridermin) antosyaaniväritykscn häviämisen aiheuttanut somaattinen mutatointi vaikuttanut myös iturataan ja sitä tietä hedelmöityksen tuloksena syntyneiden jälkeläisten elinten pintasolukoiden väritykseen vai olivatko ituradan solujen sisältämät sanottuun väritykseen vaikuttavat geenit säilyneet muuttumattomina. On nimittäin mahdollista, että V-kloonien iturata sisälsi epidermiksen (peridermin) väriä aiheuttavan periytyvän tekijän. Sen esiintymisen tai puuttumisen osoittaminen olisi kuitenkin edellyttänyt mm. näiden kasvien lukuisten itsesiitosjälkeläisten tutkimista, mikä ei ollut mahdollista F_1-kloonien täydellisen siitepölysteriliteetin takia (taulukko 15).

3. Steriliteetti- ja kromosomitutkimukset

F_1-kloonien siitepölysteriliteetti on ilmeisesti huomattavalta osalta johtunut kypsymisjakautumisissa todetuista lukuisista säännöttömyyksistä (taulukko 14). Samanlaiseen tulokseen *S. demissum* × *S. tuberosum* -risteytyksestä polveutuvassa F_1-sukupolvessa toteamansa siitepölysteriliteetin syistä on tullut myös SCHNELL (1948). Vastaavasti katsovat useat tutkijat (FUKUDA 1927, SMITH 1927, HEYN 1930, LONGLEY ja CLARK 1930, MEURMAN ja RANCKEN 1932, KHAN 1951) meioosin häiriöiden olevan pääasiallisena syynä *S. tuberosum*issa yleisesti todettuihin martousilmiöihin. Emikasvivanhempi, *S. demissum*, sitä vastoin muodosti erittäin runsaasti fertiiliä siitepölyä (taulukko 15); sen kypsymisjakautumiset olivatkin varsin säännölliset (kuva 18, taulukko 14). Tämä tulos on sopusoinnussa aikaisempien tutkimusten kanssa: SMITH (1927), LONGLEY ja CLARK (1930), SCHNELL (1948) sekä COOPER ja HOWARD (1952) ovat *S. demissum*in meioosin ensimmäisessä metafaasissa todenneet useimmiten 36 bivalenttia.

Hedekasvivanhemman, Rosafolian, kypsymisjakautumisissa esiintyi erilaisia säännöttömyyksiä (kuva 19, taulukko 14). Fertiiliä siitepölyä muodostui silti verraten runsaasti (taulukko 15). Aikaisemmin on HEYN (1930, s. 152) todennut, että Rosafolia -lajikkeen siitepöly on hyvänlaatuista.

Tarkasteltaessa meioosin häiriöiden runsauden ja siitepölysteriteetin määrän (taulukot 14 ja 15) keskistä suhdetta ilmenee ensinnäkin, että *S. demissum*issa ei häiriöitä esiintynyt juuri lainkaan ja että fertiiliä siitepölyä muodostui sen heteissä runsaasti. F_1-kloonien meioosissa todettiin paljon säännöttömyyksiä (kuvat 11, 13, 14, 16, 17), joihin myös liittyi täydellinen siitepölysteriliteetti. Kuitenkin Rosafoliassakin ilmeni melko runsaasti meioosin häiriöitä, mutta siitä huolimatta sen siitepöly oli pääasiassa fertiiliä. Jos F_1-kloonien siitepölysteriliteetti olisi ollut edes suunnilleen yhtä suuressa määrässä riippuvainen vain kysymisjakautumisissa todetuista säännöttömyyksistä kuin Rosafolia-lajikkeen, olisi F_1-kloonien heteisiin muodostunut ainakin jonkin verran fertiiliä siitepölyä. Näin ollen lienee F_1-suku-

polven siitepölysteriliteettiin meioosin häiriöiden lisäksi ollut vaikuttamassa muitakin tekijöitä. Eräs sellainen, ilmeisesti hyvin vahvasti vaikuttava tekijä on varmaan ollut lajinristeytyksen johdosta F_1-sukupolven soluissa tapahtunut *S. tuberosum*in genomin joutuminen vieraaseen *S. demissum*in plasmaan (vrt. SCHNELL 1948, KHAN 1951).

Meioosia mikroskopoitaessa saatuja tutkimustuloksia tarkasteltaessa huomio kiintyy erityisesti siihen, että F_1-kloonien toisessa kypsymisjakautumisessa esiintyi 60 kromosomia sisältäviä metafaasilevyjä (kuva 16). Aikaisemmissa *S. demissum* × *S. tuberosum* -risteytyksestä polveutuvan F_1-sukupolven meioosin kulkua selvittävissä tutkimuksissa (SALAMAN 1929, BECKER 1939, SCHNELL 1948, COOPER ja HOWARD 1952) ei tällaisia kromosomilevyjä ole todettu.

Vähentymättömän (2n) määrän kromosomeja sisältäviä metafaasilevyjä on havaittu melko usein kasvisukujen ja -lajien keskisten risteytymien säännöttömissä kypsymisjakautumisissa (vrt. mm. OEHLER 1958, s. 583). Niitä on todettu myös eri *Solanum* -lajien keskisten hybridien meioosissa. SWAMINATHAN ja HOWARD (1953, s. 47) esittävät kirjallisuusmainintoja 14 tällaisesta lajiristeytymästä. Edelleen he mainitsevat, että eräiden *Solanum*-lajienkin meioosissa on havaittu 2n kromosomia sisältäviä metafaasilevyjä. Niinpä *S. tuberosum*in toista kysymisjakautumista tutkittaessa on useissa tapauksissa, erityisesti siitepölysteriileissä lajikkeissa todettu hyvinkin runsaasti 48 kromosomia sisältäviä II M -levyjä (FUKUDA 1927, HEYN 1930, BLEIER 1931, MEURMAN ja RANCKEN 1932, ELLISON 1936). Tällaisten levyjen on selitetty syntyvän lähinnä kahdella eri tavalla. Toisinaan II-metafaasin molemmat tumasukkulat asettuvat rinnakkain, jolloin niiden kromosomilevyt yhtyvät samassa tasossa; toisinaan restituutiotumien muodostuminen ensimmäisessä kypsymisjakautumisessa johtaa samanlaiseen tulokseen.

Tutkittavana olleiden F_1-kloonien toisessa kypsymisjakautumisessa todetut 60 univalenttia kromosomia sisältävät metafaasilevyt olivat niin ikään ilmeisesti muodostuneet joko restituutiotumien kromosomeista tai kahden II M -tumasukkulan yhtymisestä (kuva 16). Tutkitun F_1-sukupolven kasvien ja hedekasvivanhemman, *S. tuberosum*in, meioosissa esiintyi siten erityisesti tässä kohdin selvä yhdenmukaisuus.

Eräissä kasvilajeissa, joskaan ei perunassa, on tavattu somaattisia mutantteja, jotka kokonaan tai osittain ovat heteroploidisia. Edellistä tyyppiä edustavia mutantteja on löydetty mm. *Datura stramonium*issa (BLAKESLEE ja BELLING 1924), tarhaleukoijassa (FROST 1926), hyasintissa ja narsississa (de MOL 1926) sekä viiniköynnöksessä (de LATTIN 1940, OLMO 1952). Osittain heteroploidisten somaattisten mutanttien joukossa on muutamia periklinaalikimairoja; sellaisia on todettu mm. mandariinipuussa (FROST ja KRUG 1942), omenapuussa (EINSET 1952) sekä viiniköynnöksessä (EINSET ja PRATT 1954).

Tällaisista rakenteeltaan säännöllisistä heteroploidiamutanteista poikkeaa monissa kasvilajeissa yleisesti todettu somaattinen heteroploidia, joka on useimmiten kiinteästi liittynyt solukoiden normaaliseen erilaistumiseen (vrt. mm. Geitler 1940, 1953, Therman 1951, Tschermak-Woess 1956). Somaattisten solujen kromosomiluvun lisääntymistä esiintyy myös *S. tuberosum*issa. Kahdenkertaistuneen (96) kromosomiluvun sisältävää solukkoa on todettu mm. perunan juurien kuorikerroksessa (Rybin 1930), mukuloissa (Fenzl ja Tschermak-Wöss 1954) sekä varressa (mm. Steineck ja Czeika 1956).

Selostettavana olevassa työssä tutkittiin verson ja juuren kärjen kasvuvyöhykkeen solukkoa, jossa erilaistumista ei vielä ollut tapahtunut. Kromosomiluku osoittautui kauttaaltaan normaaliksi (60), eikä kromosomien rakenteessa ollut havaittavissa muutoksia. Samaan tulokseen päädyttiin myös meioosikromosomeja tutkittaessa. F_1-klooneissa tapahtuneet mutaatiot eivät siis olleet senluonteisia, että ne olisivat näkyneet kromosomien mikroskooppisessa tarkastelussa.

XI. PÄÄTELMÄT

Edellä esitettyjen tutkimustulosten perusteella on tehtävissä seuraavat päätelmät.

1. Lajinristeytyksestä *Solanum demissum* Lindl. × *S. tuberosum* L. (Rosafolia) saadusta yhdestä F_1-yksilöstä vegetatiivisesti polveutuneessa jälkeläiskasvustossa todettiin pysyvänluonteista kasvullista muuntelua.

2. Todetun muuntelun syynä oli eräässä tapauksessa virustauti; se muutti kasvin kehityksen erittäin nopeaksi.

3. Suurin osa muuntelusta johtui somaattisista mutaatioista, joiden vaikutus ilmeni useiden eri ominaisuuksien muutoksina. Mukuloiden, varsien, rönsyjen, lehtien ja kukkien väritys muuttui. Kehityksen rytmi yleensä hidastui. Mutaatiofrekvenssi oli huomattavan suuri.

4. Vaaleamukulaiset F_1-kloonit, erityisesti V 4 ja V 5, olivat ilmeisiä jättiläismutantteja. Somaattiset mutaatiot olivat muuttaneet niitä kohti emikasvivanhemmalle, *S. demissum*ille, ominaista lyhyen päivän tyyppiä; samalla ne olivat tulleet myös virustaudinkestäviksi.

5. Virustaudittomissa F_1-klooneissa ilmeni korrelaatioita toisaalta varsiston varsinaisen kasvuajan pituuden, toisaalta varsisto- ja rönsysatojen kesken. Tämän lisäksi virustaudittomat sinipuna- ja vaaleamukulaiset kloonit erosivat toisistaan tilastollisesti luotettavasti syysnoston mukulasadon määrän ja kuiva-ainepitoisuuden puolesta. Korrelaatiokertoimet osoittautuivat yleensä tilastollisesti luotettavammiksi koko klooniaineiston kuin virustaudittomien kloonien puitteissa.

6. Mukulan värin muuttumiseen sinipunaisesta vaaleaksi oli syynä antosyaanin häviäminen peridermistä. Samanaikaisesti hävisi antosyaani myös varsiston ja rönsyjen nivelvälien sekä lehtien epidermiksestä. Peridemi ja epidermis osoittautuivat värityksensä vuoksi keskenään homologisiksi elimiksi.

7. Kukan värin muuntelu ei kytkeytynyt epidermiksen (peridermin) värityksen eikä myöskään kehityksen rytmin muunteluun.

8. Vaaleiden mukuloiden sisäsolukoiden myöhäissilmuista kehittyneet jälkeläiskasvitkin muodostivat vaaleita mukuloita. Tämä tulos viittaa siihen, että vaaleamukulaiset F_1-kloonit eivät olleet periklinaalikimairoja.

9. Vaaleamukulaisen F_1-kasvin takaisinristeytyksestä Rosafolialla (värillinen peridermi) saatiin jälkeläiskasveja, joiden mukuloiden korkkisolukossa oli antosyaania; samalla antosyaani palautui myös epidermissolukkoon.

10. F_1-kloonien 2n-kromosomiluvuksi todettiin 60. Kromosomeissa ei esiintynyt ilmeisiä rakenteen muutoksia.

11. F_1-kasvien siitepölyn emosolujen kummassakin kypsymisjakautumisessa todettiin erilaisia säännöttömyyksiä. Mm. todettiin vähentymättömän määrän kromosomeja (60) sisältäviä II M -levyjä. Meioosin kulussa ei esiintynyt eroja F_1-kloonien välillä.

12. Risteytysvanhemmat muodostivat runsaasti fertiiliä siitepölyä. Sitä vastoin F_1-kasvien siitepölyn emosolut muodostuivat marroiksi monadeiksi, dyadeiksi, triadeiksi ja tetradeiksi, joiden plasma oli kuollutta.

Kirjallisuusluettelo

ARTSCHWAGER, E. F. 1918. Anatomy of the potato plant, with special reference to the ontogeny of the vascular system. J. Agric. Res. 14: 221—252.

—»— 1924. Studies on the potato tuber. Ibid. 27: 809—836.

ASSEJEVA, T. O. 1930. Vegetativnyje mutatsii u kartofelja. Trudy vsesojuznogo sezda po genetike v Leningrade 1929 g. II: 141—154.

BALD, J. G. & OLDAKER, C. E. W. 1950. Testing and maintenance of potato clones. Emp. J. Exp. Agric. 18: 95—104.

BECKER, C. L. 1939. Inheritance studies in the interspecific cross *Solanum demissum* LINDL. × *S. tuberosum* L. J. Agric. Res. 59: 23—40.

BERGANN, F. 1955. Einige Konsequenzen der Chimärenforschung für die Pflanzenzüchtung. Z. Pfl.zücht. 34: 113—124.

BLACK, W. 1933. Studies on the inheritance of tuber colour in potatoes. J. Genet. 27: 319—339.

BLAKESLEE, A. F. & BELLING, J. 1924. Chromosomal chimeras in the jimson weed. Science 60: 19—20.

BLEIER, H. 1931. Untersuchungen über die Sterilität der Kartoffel. Arch. Pfl.bau 5: 545—560.

BODE, O. 1958. Die Virosen der Kartoffel und des Tabaks. Pflanzliche Virologie II: 1—30. Berlin.

BÖHME, H. 1954. Untersuchungen zum Problem der genetischen Bedeutung von Propfungen zwischen genotypisch verschiedenen Pflanzen. Z. Pfl.zücht. 33: 367—418.

BONNIER, G. & TEDIN, O. 1957. Biologisk variationsanalys. 186 s. Stockholm.

CARSON, G. P. & HOWARD, H. W. 1944. Inheritance of the »bolter» condition in the potato. Nature 154: 829.

COOPER, J. P. & HOWARD, H. W. 1952. The chromosome numbers of seedlings from the cross *Solanum demissum* × *tuberosum* backcrossed by *S. tuberosum*. J. Genet. 50: 511—521.

» & STOKES, G. W. & RIEMAN, G. H. 1954. Periderm development of the potato tuber and its relationship to scab resistance. Amer. Pot. J. 31: 58—66.

CRAMER, P. J. S. 1954. Chimeras. Bibliogr. Genet. 16: 193—381.

CRANE, M. B. 1936. Note on a periclinal chimaera in the potato. J. Genet. 32: 73—77.

DARWIN, C. 1868. The variation of animals and plants under domestication I. 411 p. London.

DAVIDSON, T. M. W. & LAWLEY, D. N. 1953. Experimental evidence of clonal variegation affecting yield in potatoes. Emp. J. Exp. Agric. 21: 137—140.

DERMEN, H. 1947. Histogenetic basis of some bud sports and variegations. Genetics 32: 84—85.

DORST, J. C. 1924. Knopmutatie bij den Aardappel. Genetica 6: 1—123.

—»— 1952. Two remarkable bud -sports in the potato variety Rode Star. Euphytica 1: 184—186.

Einecke, A. 1919. Farbenänderungen der Kartoffelblüte in Sommer 1918 und die Saatenanerkennung. Deut. Landw. Presse 46: 356—357.

Einset, J. 1952. Spontaneous polyploidy in cultivated apples. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 59: 291—302.

—»— & Pratt, C. 1954. »Giant» sports of grapes. Ibid. 63: 251—256.

Ellison, W. 1936. Meiosis and fertility in certain British varieties of the cultivated potato *(S. tuberosum)*. Genetica 18: 217—254.

Esbo, H. & Fernholm, H. & Petersson, H. 1950. Potatisodlaren. 279 s. Stockholm.

Fenzl, E. & Tschermak-Wöss, E. 1954. Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Achse der Angiospermen. Österr. Bot. Z. 101: 140—164.

Frost, H. B. 1926. Bud variation and chimeras in Matthiola incana R. Br. J. Agric. Res. 33: 41—46.

—»— & Krug, C. A. 1942. Diploid-tetraploid periclinal chimeras as bud variants in *Citrus*. Genetics 27: 619—634.

Fruwirth, C. 1925. Die Genetik der Kartoffel. Bibliogr. Genet. 1: 315—362.

—»— 1929. Über eine durch spontane Variabilität entstandene Kartoffelform und über spontane Variabilität der Kartoffel überhaupt. Z. Pfl.zücht. 14: 35—79.

Fukuda, Y. 1927. Cytological studies on the development of pollen grains in different races of *S. tuberosum* with special reference to sterility. Bot. Mag. Tokyo 41: 459—476.

Geitler, L. 1940. Die Polyploidie der Dauergewebe höherer Pflanzen. Ber. Deut. Bot. Ges. 58: 131—142.

—»— 1953. Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. Protoplasmatologia 6 C: 1—89.

Glušitšenko, I. E. 1946. Genetitšeskaja raznokatšestvennost tkanei y kartofelja. Agrobiologija 1: 19—50.

Haan, H. de 1952. Periklinale chimaeren bij knopmutanten. Euphytica 1: 49—56.

Hawkes, J. G. 1946. Potato »Bolters», an explanation based on photoperiodism. Nature 1957: 375—376.

—»— 1947. The photoperiodic reactions of potato bolters. Emp. J. Exp. Agric. 15: 216—226.

—»— 1958. Kartoffel. Taxonomy, cytology and crossability. Handb. Pfl.zücht. 3: 1—43. Berlin und Hamburg.

Hayward, H. E. 1938. The structure of economic plants. 549 p. New York.

Heiken, A. 1958. Aberrant types in the potato. Acta agric. scand. 8: 319—358.

—»— 1960. Spontaneous and X-ray-induced somatic aberrations in *Solanum tuberosum* L. Acta Acad. Regiae Scientiarum Upsaliensis 7: 1—125.

Heyn, H. 1930. Beitrag zur Cytologie der Kartoffel *S. tuberosum* L. Arch. Pfl.bau 4: 123—168.

Howard, H. W. & Swaminathan, M. S. 1952. Species differentiation in the section *Tuberarum* of *Solanum* with particular reference to the use of interspecific hybridization in breeding. Euphytica 1: 20—28.

Kalela, A. 1954. Kasviorganologia. 167 s. Helsinki.

Kesseler, E. von 1930. Der Pollen von *S. tuberosum* L., seine Keimfähigkeit und das Wachstum der Pollenschläuche. Angew. Bot. 12: 362—418.

Khan, S. 1951. Pollen sterility in *Solanum tuberosum* L. Cytologia 16: 124—130.

Klapp, E. L. 1928. Weitere Sortenunterschiede bei Kartoffeln. Pfl.bau 5: 107—117.

Klotzsch, J. F. 1852. Über *Solanum tuberoso-utile*, eine neue Bestardkartoffel. Ber. Königl. Preuss. Akad. Wiss. 1851: 674—676. (Ref. Reddick, D. 1930).

KRANTZ, F. A. 1932. Observations on the genetics of the potato. Proc. Sixth Intern. Congr. Genet. 2: 111—112.

» & BECKER, C. L. & FINEMAN, Z. N. 1939. Incidence and inheritance of pollen sterility in the potato. J. Agric. Res. 58: 593—601.

—»— & TOLAAS, A. G. 1939. The red Warba potato. Amer. Pot. J. 16: 185—190.

LATTIN, G. de 1940. Spontane und induzierte Polyploidie bei Reben. Zücht. 12: 225—231.

LAURILA, K. 1957. *Solanum tuberosum* L. ja *S. demissum* LINDL. -lajien välisten risteytysten F_1-polvessa ilmenneestä kasvullisesta muuntelusta. Maatal.tiet. aikak. 29: 56—67.

- » & ANTILA, S. 1956. Perunan mukulan kuiva-ainepitoisuuden vaihteluista. Ibid. 28: 179—187.

LEHMANN, H. 1938. Geschichte und Ergebnisse der Versuche zur Züchtung krautfäulewiderstandsfähiger Kartoffeln. Zücht. 10: 72—80.

LIHNELL, D. 1943. De viktigaste potatisviroserna; symptom, spridning och betydelse. Handl. lantbr.veckan 1943: 303—309.

LONGLEY, A. E. & CLARK, C. F. 1930. Chromosome behaviour and pollen production in the potato. J. Agric. Res. 41: 867—888.

LUNDEN, A. P. 1937. Arvelighetsundersøkelser in potet. Meld. Norges landbr.høiskole 17: 1—156.

MANNER, R. 1952. Erfarenheter rörande spontant uppträdande förändringar av bestående natur i Early Puritan. Medd. Gullåkers växtför.anst. 9—10: 240—247.

—»— 1953. Hammenhögs Privera-potatis. Hammenhögs. Våren 1953: 12—20.

MEURMAN, O. & RANCKEN, G. 1932. Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse bei kultivierten Kartoffelsorten (*Solanum tuberosum* L.). Soc. sci. fenn., comment. biol. III 20: 1—28.

MICHAELIS, P. 1947. Über die Vererbung der Plasmonvarianten reziprok verschiedener *Epilobium hirsutum-parviflorum*-Bastarde. Naturwiss. 34: 280—281.

—»— 1949. Über Plasmon-induzierte Genlabilität. Ibid. 36: 220—221.

» — 1958. Plasma-Vererbung. Handb. Pfl.zücht. 1: 140—175. Berlin und Hamburg.

MILLER, J. C. 1954. Selection of desirable somatic mutations. Amer. Pot. J. 31: 358—359.

M'INTOSH, T. P. 1945. Variations in potato varieties. Scott. J. Agric. 25: 125—132.

MOL, W. E. de 1926. Heteroploidy and somatic variation in the Dutch flowering bulbs. Amer. Naturalist 60: 334—339.

MÜNTZING, A. 1960. Ärftlighetsforskning. 327 s. Stockholm.

OBERSTEIN, O. 1919. Ueber das Vorkommen echter Knospenvariationen bei pommerschen und anderen Kartoffelsorten. Deut. Landw. Presse 46: 560—561.

OEHLER, E. 1958. Art- und Gattungskreuzung. Handb. Pfl.zücht. 1: 563—611. Berlin und Hamburg.

OLMO, P. H. 1952. Breeding tetraploid grapes. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 59: 285—290.

POHJAKALLIO, O. 1951. Potatisens resistensfrågor. Nord. jordbr.forskn. 31—32: 486—493.

-» — 1953. On the effect of day length on the yield of potato. Physiologia plantarum 6: 140—149.

- -» — & KARHUVAARA, L. 1960. Resistance to virus diseases of some F_1 clones descended from the species hybridization *Solanum demissum* × *S. tuberosum*. Maatal.tiet. aikak. 32: 73—80.

—» & SALONEN, A. & ANTILA, S. 1957. Analysis of earliness in the potato. Acta agric. scand. 7: 361—388.

Reddick, D. 1930. Frost-tolerant and blight-resistant potatoes. Phytopath. 20: 987—991.

—»— 1934. Elimination of potato late blight from North America. Ibid. 24: 555—557.

—»— 1943. Development of blight-immune varieties. Amer. Pot. J. 20: 118—126.

Reiling, H. 1927. Früheste Kartoffeln vom Erstlingstyp. Pfl.bau 4: 113—118.

Rieger, R. & Michaelis, A. 1954. Genetisches und Cytogenetisches Wörterbuch. Zücht., 2. Sonderh. 140 S.

Rieman, G. H. & Darling, H. M. & Hougas, R. W. & Rominsky, M. 1951. Clonal variations in the Chippewa potato variety. Amer. Pot. J. 28: 625—631.

Roemer, T. & Rudorf, W. 1958. Methoden der Züchtung. Handb. Pfl.zücht. 1: 443—496. Berlin und Hamburg.

Ross, H. 1958 a. Kartoffel. Ausgangsmaterial für die Züchtung. Ibid. 3: 43—59.

—»— 1958 b. Resistenzzüchtung gegen die Mosaik- und andere Viren der Kartoffel. Ibid. 3: 106—125.

Rudno, G. von 1925. Beobachtungen über vegetative und geschlechtliche Aufspaltung bei Kartoffeln. Z. Pfl.zücht. 10: 291—294.

Rudorf, W. 1954. Der augenblickliche Stand und die Aussichten der Züchtung resistenter Sorten der Kartoffel. Zücht. 24: 48—55.

—»— 1958. Kartoffel. Handb. Pfl.zücht. 3: 59—71, 135—138, 156—167. Berlin und Hamburg.

—»— & Schaper, P. 1951. Grundlagen und Ergebnisse der Züchtung krautfäuleresistenter Kartoffelsorten. Z. Pfl.zücht. 30: 29—88.

Rybin, V. A. 1930. Karyologische Untersuchungen an einigen wilden und einheimischen kultivierten Kartoffeln Amerikas. Z. ind. Abst.- und Vererbungslehre 53: 313—354.

Ryx, G. von 1918. Ein neues Beispiel einer Knospenmutation bei den Kartoffeln. Deut. Landw. Presse 45: 2.

Salaman, R. N. 1926. Potato varieties. 378 p. Cambridge.

—»— 1929. Genetic studies in potatoes: abnormal segregation in families arising from the cross *S. utile* × *S. tuberosum*. J. Genet. 20: 311—343.

—»— 1930. Somatic mutations in the potato. Rep. Proc. IX Intern. Hort. Congr. 117—140.

Satina, S. & Blakeslee, A. F. 1941. Periclinal chimeras in *Datura stramonium* in relation to development of leaf and flower. Amer. J. Bot. 28: 862—871.

Sauli, J. O. 1941. Peruna. 126 s. Helsinki.

—»— 1946. Tärkeimmät peltokasvijalosteemme. 112 s. Helsinki.

—»— 1950. Kenttäkokeet. Moniste, 133 s.

Schick, R. 1931. Der Einfluss der Tageslänge auf die Knollenbildung der Kartoffel. Zücht. 3: 365—369.

Schnell, L. O. 1948. A study of meiosis in microsporocytes of interspecific hybrids of *Solanum demissum* × *Solanum tuberosum* carried through four backcrosses. J. Agric. Res. 76: 185—212.

Schnell, W. 1958. Elementarmethoden der Statistik. Handb. Pfl.zücht. 1: 732—780. Berlin und Hamburg.

Sirks, M. J. 1929. The interrelations of some anthocyanin factors in the potato. Genetica 11: 293—328.

Smith, H. B. 1927. Chromosome counts in the varieties of *Solanum tuberosum* and allied wild species. Genetics 12: 84—92.

Smith, K. M. 1957. A textbook of plant virus diseases. 652 p. London.

STANTON, W. R. 1952. Bolting, a vegetative variation in the potato. Heredity 6: 37—53.

STEINECK, O. 1956. Tageslänge und Knollenbildung bei Kultursorten der Kartoffel. Z. Pfl.zücht. 36: 195—213.

—»— & CZEIKA, H. 1956. Zellteilung, Zellstreckung und endomitotische Polyploidisierung bei Kartoffeln. Zücht. 26: 346—351.

STUBBE, H. 1935. Über den Einfluss artfremden Plasmas auf die Konstanz der Gene. Z. ind. Abst. und Vererbungslehre 70: 161—169.

SWAMINATHAN, M. S. & HOWARD, H. W. 1953. The cytology and genetics of the potato *(Solanum tuberosum)* and related species. Bibliogr. Genet. 16: 1—192.

THERMAN, E. 1951. The effect of indole- 3 -acetic acid on resting plant nuclei. I. Allium cepa. Ann. Acad. Scientiarum Fenn. A. IV. Biol. 16: 1—40.

THOMAS, P. T. 1945. »Bolters» in potatoes. Nature 155: 242.

TJIO, J. H. & LEVAN, A. 1950. The use of oxyquinoline in chromosome analysis. Sep. anal. est. exp. de aula dei 2: 21—64.

TSCHERMAK-WOESS 1956. Karyologische Pflanzenanatomie. Protoplasma 46: 798—834.

VIIRILÄ, P. 1949. Päivän pituuden vaikutuksesta meksikolaisen luonnonvaraisen perunan, *Solanum demissum* LINDL., biologiaan. Arch. soc. zool. bot. fenn. »Vanamo» 4, 1: 60—72.

WERNER, H. O. 1940 a. Performance of clonal strains of Triumph potatoes. Amer. Pot. J. 17: 66—80, 95—99, 123—127, 153—155, 174—184.

—» — 1940 b. Response of two clonal strains of Triumph potatoes to various controlled environments. J. Agric. Res. 61: 761—790.

WHITEHEAD, T. & MC INTOSH, T. P. & FINDLAY, W. M. 1945. The potato in health and disease. 400 p. Edinburgh.

WRIGHT, N. S. & ROBINSON, D. B. 1955. Potato wildings in Canada. Amer. Pot. J. 32: 86—92.

YARWOOD, C. E. 1946. Increased yield and disease resistance of giant hill potatoes. Ibid. 23: 352—369.

Summary

INVESTIGATIONS ON THE VEGETATIVE VARIATION OBSERVED IN THE ASEXUALLY RAISED PROGENY OF AN F_1 PLANT DESCENDED FROM THE INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION *SOLANUM DEMISSUM* LINDL. × *S. TUBEROSUM* L. (ROSAFOLIA)

K. MULTAMÄKI

Agricultural Research Centre, Department of Plant Breeding
Jokioinen, Finland

INTRODUCTION

In 1947 the potato species *Solanum demissum* Lindl. and *S. tuberosum* L. (Rosafolia) were crossed at the Viik Experimental Farm of the University of Helsinki. In the vegetatively raised F_1 generation descended from this interspecific hybridization a relatively abundant variation of a permanent nature was established. The first aberration of this kind was the change of tuber colour from purple to white. In addition to some apparent morphological differences between the F_1 plants, considerable variation in certain quantitative characters was recognized in this generation, too.

According to the investigations carried out at the Department of Plant Pathology, University of Helsinki, the vegetative variation established in this F_1 generation was in a few cases due to a virus infection only (POHJAKALLIO *et al.* 1957, POHJAKALLIO and KARHUVAARA 1960). For the most part, however, the aberrations observed have been regarded as attributable to somatic mutations (LAURILA 1957, POHJAKALLIO *et al.* 1957).

The goal of the present investigation was to examine more closely the nature of the variation observed. For this purpose, the behaviour of nine F_1 clones was studied in the experimental field. In addition, laboratory tests and microscopic work were included in the research programme, in order to compare the anatomical and cytogenetical qualities of the clones concerned. In connection with the F_1 clones mentioned ten clones of the first backcross generation were investigated as well. Most of the laboratory investigations were carried out at Jokioinen, at the Department of Plant Breeding, Agricultural Research Centre.

MATERIAL

The *Solanum demissum* strain used as maternal parent in the cross in 1947 was obtained from the Tammisto Plant Breeding Station, where it had been brought from the Russian Plant Breeding Institute at Chibinogorsk in 1934 (cf. VIIRILÄ 1949). The paternal parent, Rosafolia, is a German variety put on the market by the firm Pommersche Saatzucht-Gesellschaft in 1928. All the nine F_1 clones studied were the vegeta-

flowering (Tables 3 and 4), and to the fresh weight yield of the haulms (Table 7). Owing to a better frost resistance the SP 3 differed clearly from the SP 2 clone, too (Table 6).

Three of the white-tubered clones, V 1, V 2 and V 3, which were isolated as separate clones one year later than the other variant clones (Table 1), proved to be fairly similar to each other. With regard to the rhythm of development they appeared slightly later than the normal type SP 4 clone; at the end on July their haulms were more luxuriant and the dry matter contents of these haulms were lower than those of the SP 4 clone. Besides this, their tuber yield at the second lifting was superior to that of the SP 4. In addition, every one of these three clones differed in its own way from the normal type. The stolon yield of the V 1 at the second lifting was greater, the growing time proper of the haulms of the V 2 longer, and the time between setting and emergence in the V 3 clone longer than that of the SP 4 clone (Tables 4 and 7). In addition, the V 1 clone differed significantly from the V 2 on the basis of the more abundant tuber yield at the second lifting (Table 9); further, the fresh haulm yield of the V 1 at the end of July was less than that of both the V 2 and V 3 (Table 7). The stolon yield of the V 2 on July 31 was more than that of the V 3.

The V 4 and V 5 clones differed from the V 1, V 2, and V 3 clones in being clearly later types than these latter. On the basis of the differences in the rhythm of development the V 4 and V 5 clones deviated significantly from each other, too.

The V 4 proved to be an extremely late clone. This was already clearly apparent from the very beginning of its development. The emergence of the V 4 was slower and the flowering began later than that of other clones. The flowering also continued longer than in any other clone (Tables 3 and 4). The development of the haulms was rather slow (Tables 5 and 7). On the basis of the stolon and tuber yields (Tables 7—9) it may be concluded that the growth and development of this clone had not yet finished at the time of the second lifting.

The rate of emergence and the earliness of flowering of the V 5 clone were about the same as those of the V 1, V 2, and V 3 clones (Tables 3 and 4). On the other hand, on the basis of the growing time proper of the haulms the V 5 proved to be significantly later than the three V clones mentioned, although it was not as late as the V 4 clone (Table 4).

Characteristic of the V 5 clone was the rank growth of the haulms even in the early summer (Tables 5 and 7, Figs. 2 and 3); in this respect the V 5 was superior to all other clones. As to the dry matter content of the haulm yield and the frost resistance of the haulms (Tables 6 and 7), the V 5 greatly resembled the V 4 clone.

On the basis of the stolon and tuber yields (Table 7—9), the rhythm of development of the V 5 proved to be significantly later than that of the V 1, V 2, and V 3 clones, but, on the other hand, it was earlier than that of the V 4 clone. The stolon yield of the V 5 increased slightly between the two liftings; the corresponding increase in the tuber yield was very prompt.

CHANGES OF COLOUR IN THE SURFACE TISSUES OF THE TUBER

The first vegetative variation of a permanent nature in the F_1 generation examined was the change of tuber colour observed in 1950. On three experimental plots (241, 242, 244; Table 1) potato plants grown from purple setting tubers were noticed to have formed white tubers. When kept in the dark these tubers remained white. On the contrary, when exposed to light the white tubers soon showed small pale violet patches, especially near the »eyes». When kept in light, the white tubers began to turn violet and after a week's treatment were entirely purple-coloured.

In the present study the colouring of the superficial parts of the tubers was investigated: a) by examining the surface of the tuber by means of a stereomicroscope, and b) by microscopic examination of thin radial cuttings made by hand from the surface tissues. Some of the tubers were examined immediately after lifting, or they were kept in a dark storage room until examination. The tubers stored in that way in the dark were examined within four weeks after the harvest, at the latest. Others, on the contrary, were kept in a light room for at least three weeks before examination. The purpose of this treatment was to promote the production of pigments in the superficial tissues of the tubers. At the same time, chlorophyll was formed in the peripheral cortical cells, too.

In studying the change of colour of the tubers both parents in the cross were examined, in addition to the F_1 clones. In these studies obvious differences in the colouration of the tubers were established (Plate).

Observations on *S. demissum* showed that the periderm in the tubers of this species was thinner than that of both Rosafolia and the F_1 clones. The periderm was devoid of pigment. There was no anthocyanin in the outer cortical cells of the tubers kept in the dark, either. On the other hand, in the cortical cells of the tubers exposed to light, purple anthocyanin was produced. Thus the colouring of the exposed tubers of the *S. demissum* strain examined was solely due to the purple colour of the peripheral cortical cells. These coloured cells were discernible through the non-pigmented cells of the periderm.

The location of pigment in the superficial tissues of the tuber of the Rosafolia variety was quite different. The periderm cells contained red anthocyanin. The peripheral cortical cells, on the contrary, were entirely devoid of pigment. The colour of the tuber was thus due to the red periderm only.

The colouring of the purple-tubered F_1 clones was more vivid than that of either of the parents in the cross. The periderm contained anthocyanin in the same way as in Rosafolia, but the colour of the pigment was purple in this case. No pigment was produced in the peripheral cortical cells of the tubers kept in the dark. On the contrary, when the tubers were exposed to light, purple anthocyanin was formed in these cells.

Both the periderm and the cortical cells of the tubers of the white-tubered F_1 clones were devoid of pigment when kept in the dark. In the outer cortical cells of the tubers exposed to light purple anthocyanin was formed, lending the tubers an intense colouration Sometimes quite small colour patches were seen in the periderm; at these points a coloured periderm was formed in between the uncoloured one, due to periclinal divisions of one or a few cells containing purple anthocyanin.

The tubers of the plants of the first backcross generation produced by crossing both the purple and the white-tubered F_1 clones with Rosafolia were purple. The pigmentation of the surface tissues of these tubers proved to be the same as that of the purple-tubered F_1 clones. Accordingly, the periderm contained purple anthocyanin; in addition to this, purple anthocyanin was formed in the outer cortical cells of the tubers kept in the light.

THE COLOUR OF THE TUBERS OF POTATO PLANTS DEVELOPED FROM ADVENTITIOUS BUDS

One aim of the present study was to investigate the genetical conformity of the tissues of the tubers. In these investigations the tubers were treated in certain ways with the purpose of stimulating the production of adventitious buds from the internal

tive descendants of one F_1 plant (556_1) which was grown at Viik in the summer of 1949. Several aberrant types were selected from the vegetative progeny of this original plant (Table 1). Four of the nine F_1 clones chosen for the 1954 field experiment were purple-tubered (SP). Five F_1 clones were white-tubered (V). The unchanged type of the original F_1 plant ($556_1/49$) was represented by the purple-tubered clone SP 4.

The backcross generations examined were produced in two ways. There was one clone originating from the cross white-tubered F_1 plant × Rosafolia, and nine clones from the cross purple-tubered F_1 plant × Rosafolia. These ten clones were mainly subjected to laboratory investigations.

VEGETATIVE VARIATION ESTABLISHED IN THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF THE F_1 CLONES

In 1954 a field experiment with nine F_1 clones was carried out at the Viik Experimental Farm of the Helsinki University (at Helsinki, latitude 60° 10′N). The experiment was situated on an even sandy clay field in a good state of cultivation (Figs. 1 and 2). On each plot four tubers were set in a row with 30 cm between the plants, the distances between the plots being 90 × 150 cm. The number of replicated plots was three. The tubers were brought for sprouting from the storage room on May 5, and were planted on May 26. During the growing period, various observations were made on the behaviour of the clones (Tables 3, 5 and 6).

The weather conditions at Viik from May to October 1954 may be considered fairly favourable for the growth of the potato (Table 2). For each month except June the mean temperatures were slightly or clearly above normal. The total rainfall of the six months concerned was nearly normal. On the night between October 3 and 4 the temperature fell to —4.3 C°; this made it possible to assess the frost resistance of the clones. The frost resistance of the virus-diseased SP 1 clone, however, could not be determined at that time because the haulms of this clone had withered completely by the beginning of September.

Two harvests were performed: the first one on July 31, and the second one on October 5—6 (Tables 7—9). At the first harvest the yields of the haulms, tubers and stolons were weighed. In addition, the dry matter contents of the haulm and tuber yields were determined. At the second harvest the yields of tubers and stolons were weighed, and the dry matter content of the tuber yield was determined. The haulm yields were not weighed at the second harvest because of the damage caused to the haulms by frost on the night between October 3 and 4.

In order to depict the rhythm of development of the aerial parts of the F_1 clones the following three periods were determined: the number of days elapsing between 1) setting and emergence, 2) between setting and beginning of flowering, and 3) between emergence and end of flowering (Table 4). The last mentioned period was called the growing time proper of the haulms. The length of this period could not, however, be determined exactly in the case of the V 4 clone, since the flowering of this clone had not yet ended on October 6, 113 days after emergence (Table 3). In addition to determining these three periods, conclusions about the rhythm of development of the variant clones were drawn, especially on the ground of their haulm, tuber and stolon yields at both harvests.

The statistical analyses of the experimental results have been carried out in accordance with SAULI (1950), SCHNELL (1955), and BONNIER and TEDIN (1957). The confidence limits are denoted as follows: *** = $P < 0.001$, ** = $P < 0.01$, * = $P < 0.05$, and ° = $P > 0.05$. The statistical values were computed in two ways: firstly including

all the four SP clones studied, and secondly, without the SP 1 clone that had been shown to be virus-diseased (Pohjakallio and Karhuvaara 1960).

The nine F_1 clones investigated were found to emerge during the time from June 11 to June 16 (Table 3). Thus in respect of the rate of emergence, no great differences between the clones could be established (Table 4). Marked differences, on the contrary, were observed in the flowering of the F_1 clones. The SP 1 clone formed relatively few flowers. The flowering of the other purple-tubered SP clones was more abundant. The five white-tubered V clones flowered most profusely of all. The differences in the earliness of flowering were found to be relatively small in comparison with those observed in connection with the end of flowering (Table 3). Accordingly, some very pronounced interclonal differences were established in the growing time proper of the haulms (Table 4).

The heights of the haulms were measured on July 30 (Table 5). A fairly wide variation was found in this respect, too. The most luxuriant clone was more than 40 per cent higher than the shortest one.

On the basis of the frost resistance of the haulms (Table 6), the eight clones investigated might be divided into two groups containing four clones each. The SP 2, V 1, V 2 and V 3 clones were clearly more sensitive than the SP 3, SP 4, V 4 and V 5 clones. Some significant interclonal differences were also ascertained with regard to the haulm yields and their dry matter contents determined at the end of July (Table 7).

The stolon formation of the F_1 clones varied within wide limits (Table 7), the range of variation being greater at the second lifting. In most cases the amount of stolons diminished during the time from the end of July to the beginning of October. The stolon yields of the V 4 and V 5 clones, however, were more abundant at the time of the second lifting. This increase was more marked in the V 4 clone, where the stolon yield grew over threefold.

Pronounced differences were to be seen between the clones regarding the tuber yields at both liftings (Tables 8 and 9). Thus, for example, at the time of the first lifting the V 4 clone had not yet formed any tubers, and the tuber yield of the V 5 clone was rather poor, too. Interclonal differences also appeared with respect to the increase in the tuber yield during the time from the end of July to the beginning of October. In most cases the tuber yields of the white-tubered clones increased more than those of the purple-tubered clones.

According to the experimental results obtained in the present study, several differences in the rhythm of development were established between the nine F_1 clones investigated (Tables 3—9). The SP 1 proved to be the earliest clone. The time between setting and emergence of this clone was significantly shorter than that of the SP 4 representing the unchanged normal type, and that of any white-tubered clone, too. The flowering of the SP 1 began earlier than that of other clones. Owing to the fact that the flowering of this clone only lasted for 13 days, the SP 1 differed sharply from the other clones, the growing time proper of its haulms being as short as 39 days (Tables 3 and 4). The haulms of the SP 1 remained small (Fig. 3) and withered earlier than those of others. The formation of stolons was poor; in addition, these ripened rapidly (Table 7). The tuberization in the SP 1 began earlier and ended sooner than in the other clones studies. At the first lifting the SP 1 gave a significantly bigger tuber yield than the three other SP clones (Table 8); at the second lifting its tuber yield remained relatively small (Table 9).

The SP 2 clone deviated significantly from the normal type SP 4 clone on the basis of the earliness of flowering (Tables 3 and 4), and of the sensitiveness to frost of the haulms (Table 6). The SP 3 differed from the SP 4 with respect to the earliness of

tissues. By comparing the colour of the tubers of the plants developed from such adventitious buds with the colour of the original setting tuber, it was possible to draw conclusions about the genetical properties of the tissues of the latter. In addition to the F_1 clones, the tubers of the Rosafolia variety were investigated in this way, too. However, no adventitious buds could be developed from the tubers of *S. demissum*.

The best results in these studies were achieved by applying the following method, which was based on the work of ASSEYEVA (1930) and GLUŠTŠENKO (1946). The »eyes» of the tubers to be studied were removed: a) by excising them to a depth of abt. 5 mm, b) by cutting calotte-shaped slices from the tubers (Figs. 4—7). In order to control the deterioration of the tubers, fungicide containing PCNB was sprinkled on the cutting surface. The treated tubers were enclosed in bags made of transparent plastic foil. The interior of the bags was moistened with water once a week. At the same time the spoiled tubers were removed. Adventitious buds were seen on the cutting surfaces from two to three months later. Young plants which had developed from these buds began to appear from four to six months after the treatment (Fig. 4). The raising of plants from the adventitious buds proved to be easier in the Rosafolia variety than in the F_1 clones. Tubers from plants developed in this way were subjected to pigmentation investigations.

In these studies it was established that the colouring of the surface tissues of the tubers of the potato plants developed from the adventitious buds of the Rosafolia variety and of the purple and white-tubered F_1 clones (Figs. 5—7), was exactly the same as in the original setting tubers (Plate). Thus the periderm of the tubers developed in this way from the Rosafolia variety contained red anthocyanin, while the cortical cells were devoid of pigment. In the case of the purple-tubered F_1 clones, the periderm cells produced purple anthocyanin, and so did the outer cortical cells, too, after light treatment. The periderm of the tubers of the plants developed from adventitious buds of the white-tubered F_1 clones was — in most cases — entirely lacking in pigment; on the other hand, purple anthocyanin was formed in abundance in the peripheral cortical cells of these tubers when exposed to light.

CHANGES OF COLOUR IN THE STEMS, STOLONS, LEAVES AND FLOWERS

In addition to the changes observed in the colour of the tubers of the F_1 plants, a corresponding variation was found in the colouring of some other organs, too. The difference in the stem colour was fairly easily perceptible with the naked eye. In examining the plant stands of adjacent experimental plots, the stems of the white-tubered F_1 clones appeared a little more light in colour than those of the purple-tubered F_1 clones. Microscopic investigation showed this distinction to be due to a different location of anthocyanin in the surface tissues of the internodes (Fig. 8). This difference was to be seen most clearly in the cross-sections of young stems. In the preparations made from SP clones purple anthocyanin was found both in the epidermal and the outer cortical cells. The epidermis of the internodes of the white-tubered F_1 clones, on the contrary, was devoid of pigment, and purple anthocyanin occurred only in the peripheral cortical cells.

Corresponding differences were established in the pigmentation of the stolons, too. In the underground parts of the stolons of the purple-tubered F_1 clones anthocyanin formed purple spots of varying sizes. On the other hand, the underground parts of the stolons of the white-tubered F_1 clones, remained wholly white. However, the aerial parts of these stolons grown in light turned to purple. On the basis of microscopic studies it was possible to conclude that purple anthocyanin was formed in the

epidermis of the stolon internodes of the SP clones; the corresponding epidermal cells of the V clones were devoid of pigment. Purple anthocyanin was formed in the outer cortical cells of the stolons of both kinds of clones grown in light.

Colouration due to purple anthocyanin was often observed in the leaves of the F_1 clones. The leaves of the SP and V clones could not, however, be distinguished from each other with the naked eye on the basis of colour. By microscopic examination of cross-sections made from the basal portion of the blade of young potato leaves it was possible to tell the SP clones from the V clones (Fig. 9).

Anthocyanin was found mainly on the abaxial side of the leaf. In the purple-tubered F_1 clones pigment was formed both in the epidermis and in the cells beneath it. The epidermis of the V clones was, on the contrary, devoid of pigment. Anthocyanin appeared in the cells beneath the epidermis; the amount of the pigment was, however, less than in the corresponding cells of the SP clones.

The pigmentation of the surface tissues of the stems, stolons, and leaves of the plants of the first backcross generation proved to be similar to that of the purple-tubered F_1 clones.

In the colour of the flower a relatively abundant variation was observed (Table 10). The most aberrant clones in this respect were the SP 2, SP 3 and V 5 clones, whose pale blue flowers deviated clearly from the normal bluish violet flower of the SP 4 clone. On the basis of the colouring of various organs, the F_1 material investigated may thus be divided into four clearly different types. The first type is represented by the SP 1 and SP 4, the second by the SP 2 and SP 3, the third by the V 1, V 2, V 3 and V 4 clones, and the fourth by the V 5 clone alone.

ON THE CORRELATIONS BETWEEN VARIOUS CHARACTERS

Owing to the fact that some of the aberrations observed in the F_1 clones seemed to accompany each other, statistical analyses were performed in order to elucidate the possible correlations of this kind. For this purpose the most important characters expressing the rhythm of development of the purple and white-tubered clones were first compared (Table 11). It appeared that, in comparison to the purple-tubered SP clones, the V clones showed a slower rate of emergence, a lower dry matter content in the haulm yield on July 31, a heavier dry matter yield of the haulms, a heavier fresh weight yield of the stolons at the first lifting, a lower dry matter content in the tuber yield at the second lifting, a greater number of tubers, and heavier fresh weight and dry matter yields from the tubers on October 5—6. All these correlations proved to be statistically significant ($P < 0.05$) when the calculations were computed for both three (SP 2—SP 4) and four (SP 1—SP 4) SP clones.

Some of the correlations calculated turned out to be statistically significant only when the comparisons included all four SP clones (Table 11). On the basis of the comparisons made in this way it may be concluded that the flowering of the SP clones began earlier, the fresh weight yield of their haulms was less, and the dry matter content in their tuber yield on July 31 was higher than that of the V clones.

No significant differences, on the contrary, could be established between the SP and V clones with regard to the growing time proper of the haulms, the height of the haulms on July 30, the fresh weight yield of the stolons on October 5—6, the number and fresh and dry matter yields of the tubers on July 31, and the frost resistance of the haulms on October 4 (Table 11).

In order to elucidate other correlations possibly occurring in the rhythm of development, the correlation and the regression were calculated for 25 pairs of characters

(Tables 12 and 13). Owing to the obvious importance of the growing time proper of the haulms both for the yields and for other properties of the potato, the length of this period was chosen as the independent character in most of the calculations.

As is evident from Table 12, a positive correlation was found between the growing time proper of the haulms, and the height and the fresh and dry matter yields of the haulms at the end of July. This result indicated that even about two months after setting the haulms of the late clones were already more luxuriant than those of the early ones. The growth of the haulms of the extremely late V 4 clone, however, proved to be much slower than was expected on the basis of the calculated correlations (Table 5); obviously the haulms of the V 4 clone had not yet had time to grow to their full height at the end of July.

A negative correlation was found between the growing time proper of the haulms and the dry matter content of the haulms on July 31. This correlation showed that at the end of July haulms of the early clones had already began to ripen. A sign of this phenomenon was the fact hat the proportion of the juicy cell tissues in their stems had diminished.

A positive correlation was found between the growing time proper of the haulms and the stolon yields at both liftings. As is evident from Tables 4 and 7, the stolon yields weighed at the beginning of October showed a fairly parallel increase with the growing time proper of the haulms. At the first lifting, however, the stolon yield of the V 4 clone was much less than was expected on the basis of the calculated correlation. Thus a rather slow initial growth of stolons was characteristic of the V 4 clone; the same was the case with the haulm growth of this clone, too.

In the above-mentioned points a statistically significant correlation was found both when the SP 1 clone was omitted and when it was included in the calculations (Table 12). Some of the calculated correlations proved to be statistically significant only when the experimental data of the SP 1 clone were included. Six of the correlations studied were of this kind.

Firstly, a positive correlation was found between the growing time proper of the haulms and a) rate of emergence, and b) earliness of flowering. A negative correlation, on the contrary, was established with regard to the dry matter yield of the tubers at the first lifting. A perspicuous example of interdependence of this kind was offered by the very early SP 1 and the extremely late V 4 clone. While the former gave a yield exceeding the yields of the other purple-tubered clones, the latter had not formed a single tuber before the end of July (Table 9).

The number of tubers and their fresh and dry matter yields at the second lifting showed a positive correlation with the growing time proper of the haulms (Table 12). The tuber yield of the V 4 clone, however, remained lower than was expected on the basis of the calculated correlation. The growing period of the year 1954 was, in spite of its long duration, apparently too short for the growth of the V 4 clone: the tuberization of this clone had obviously not yet finished at the beginning of October.

Five of the characters studied were found to be uncorrelated with the growing time proper of the haulms. These were: the number and fresh weight yield of the tubers at the first lifting, the dry matter contents in the tuber yields on July 31 and on October 5—6, and the frost resistance of the haulms.

In certain correlation studies some other properties were chosen as the independent character (Table 13). Most of the pairs of characters of this kind, however, proved to be uncorrelated. Only one significant interdependence was established: the dry matter contents in the tuber yields at both liftings were found to be positively correlated with each other.

CHROMOSOME INVESTIGATIONS

In order to elucidate the reason for the abundant variation established in the F_1 generation studied, chromosome investigations were also carried out. It might just have been possible that the aberrations observed were brought about by changes in the chromosome number, or by some alterations in the chromosome structure big enough to be seen under the microscope. In these studies both the somatic chromosome complement and the meiotic divisions were investigated.

In studying the somatic chromosomes the method described by TJIO and LEVAN (1950) was followed. The objects were pre-treated in an 8-oxyquinoline solution (0.002 mol/l) for 4—6 hours. Maceration and preliminary staining were effected by gently heating a mixture of 9 parts of 2 % orceine in 45 % acetic acid and 1 part N.HCl. From this mixture the objects were transferred to a pure stain solution containing 1 % orceine in 45 % acetic acid. In making permanent slides »Euparal» was used as the mounting medium.

In the study of the meiotic divisions neither pre-treatment with 8-oxyquinoline nor maceration was employed. Young anthers were put directly into the stain solution containing 1 % orceine in 45 % acetic acid. The slide was heated gently 3—4 times while the cover-slip was pressed and tapped until the PMC were flattened into a one-cell layer exposing the meiotic divisions to sight.

At least five metaphase plates from every clone were studied in counting the somatic chromosome numbers. Most of the preparations were made from the root tips of potted plants grown from tubers. Preparations were made from the growing points of the terminal buds of the shoot tips, too. By this means it was possible to examine the chromosome complement of the cells of the shoot dermatogen *(cf., e.g.,* HAYWARD 1938, p. 523, BAKER 1943, p. 192).

The somatic chromosome number of all the F_1 clones investigated was ascertained as 60 (Fig. 10), *i. e.*, the sum of the haploid chromosome numbers of *S. demissum* (36) and *S. tuberosum* (24). Not a single structural difference between the chromosome complements of the F_1 clones could be established.

In the meiosis of the PMC of the F_1 clones, many kinds of irregularities were noticed. At the first meiotic divisions, a varying number of univalents were seen (Fig. 11, Table 14). Tetravalent and trivalent chains were found, too. The anaphases and telophases sometimes occurred without disturbances, thus resulting in normal interkineses (Fig. 12). In most cases, however, univalents and one or more micronuclei were seen at this stage in the cytoplasm outside the daughter nuclei (Fig. 13). Many of the PMC began to atrophy even from the first anaphase onwards.

The majority of the second meiotic divisions of the PMC of the F_1 clones investigated also proved to be rather irregular. The univalent chromosomes of the PMC were, in most cases, found to lie scattered in the cytoplasm, where they divided without grouping into equatorial plates (Fig. 14). In every one of the nine F_1 clones studied, however, some PMC were found with the chromosomes situated in a normal way on metaphase plates. In these cases two separate plates on the same level were observed, each containing the haploid number (30) of chromosomes (Fig. 15). On the other hand, in some cases all the chromosomes were seen to lie on one metaphase plate containing 60 univalents (Fig. 16). Exceptional metaphase plates of this kind were found to occur in all the nine F_1 clones investigated.

At the anaphases of the second meiotic division, the chromosomes were not observed to be carried in a normal way into four groups, each containing the haploid number of chromosomes. In most cases the chromosomes were distributed quite

irregularly in the cytoplasm of the mother-cell (Fig. 17). The divided univalents were sometimes seen to move into two groups; in some cells tripolar spindles were observed.

The meiosis of the PMC in *S. demissum* proved to be very regular (Table 14). The conjugating chromosomes formed bivalents in most cases (Fig. 18). At the first metaphase of the Rosafolia variety there were clearly more univalents and multivalents than in *S. demissum* (Table 14). In the second meiotic division some irregularities were seen, *e.g.*, a few PMC with one metaphase plate containing 48 chromosomes (Fig. 19). However, in this variety normal meioses were found much more often than irregular ones.

Chromosome investigations were carried out in the first backcross generation, too. The somatic chromosome number in the 409/2 clone from the cross white-tubered F_1 plant × Rosafolia as well as in five clones from the cross purple-tubered F_1 plant × Rosafolia was found to be 54 (Fig. 20). The 2n chromosome numbers of the other four clones from the latter cross were ascertained as 52, 53, 53 and 55.

QUALITY OF POLLEN

In connection with the investigations on the meiosis of the F_1 clones and their parents in the cross, the quality of the pollen was examined, too. It these studies the contents of the anthers were shed into a drop of 0.5 % acetocarmine solution *(cf.* von Kesseler 1930, Krantz *et.al.* 1939). All regularly roundish pollen grains whose plasm had absorbed stain evenly were considered fertile.

Pollen was shed readily from the anthers of both parents in the cross. On the basis of the acetocarmine staining this pollen proved to be very fertile (Table 15). On the contrary, no pollen was shed at all from the anthers of the F_1 clones. An opened anther appeared empty. On the inner walls of the anthers some atrophied PMC were seen. Normal tetrads and pollen grains were not found in the anthers of the F_1 clones (Table 15). The PMC had developed into monads, dyads, triads and tetrads (Fig. 21); these were empty or their cell contents were dead.

DISCUSSION

In studying the reason for variation of a permanent nature occurring in the potato, it is absolutely necessary to test the material concerned for the presence of viruses *(cf., e.g.,* Rudorf 1958, p. 136, Heiken 1958, 1960).

The special features occurring in the rhythm of development of the SP 1 clone (Tables 3—9) aroused suspicion that the changes observed were caused by one or more virus diseases *(cf.* Laurila 1957, Pohjakallio *et al.* 1957). Infection experiments and serological investigations demonstrated that the SP 1 clone was infected with a virus (Pohjakallio and Karhuvaara 1960), as had been suspected. The disease was considered to be the potato rugose. In the other eight F_1 clones examined in the present study no virus infection was established. In special investigations, however, the other three purple-tubered F_1 clones proved to be susceptible to the virus infection and symptoms of the disease appeared in them that were similar to the symptoms observed in the SP 1 clone. The white-tubered clones, on the other hand, proved to be resistant to the Y virus investigated.

In agreement with the experimental results obtained in the present study, Pohjakallio and Karhuvaara (1960) stated that the potato rugose hastened the rhythm of development of the SP 1 clone considerably. These investigators stated further that the degeneration of the virus-diseased plants did no progress from one vegetative

generation to the next; instead, the virus transferred the rhythm of development to a new level, where it remained continuously. Owing to this fact it was at first difficult to distinguish changes caused by virus disease from hereditary variation.

S. demissum and *S. tuberosum* differ from each other on the basis of many morphological and physiological properties, as well as with regard to their chromosome numbers. In the systematics of the genus *Solanum* these two species are enumerated in relatively remote series *(cf., e.g.,* SWAMINATHAN and HOWARD 1953, p. 2). In spite of their dissimilarity, however, *S. demissum* and *S. tuberosum* may be crossed with one another fairly easily.

The F_1 hybrids derived from reciprocal crosses between the two species are reported to be markedly different *(cf., e.g.,* REDDICK 1934, POHJAKALLIO 1951, RUDORF and SCHAPER 1951). This result indicates that the plasmons of *S. demissum* and *S. tuberosum* differ notably from each other *(cf.* also RIEGER and MICHAELIS 1954, p. 106). The lack of harmony between the genome and plasmon in hybrids may occasionally result even in hereditary changes *(cf., e.g.,* MICHAELIS 1947, 1949, 1958). Thus the abundant vegetative variation of a permanent nature observed in the virus-free clones studied is apparently caused by somatic mutations.

According to the experimental results achieved in the present study it is obvious that the seven virus-free variant clones might be divided into at least four different types: a) SP 2, SP 3, b) V 1, V 2, V 3, c) V 4 and d) V 5 that deviated both from the unmutated SP 4 clone and from one another as distinctly different mutants (Plate, Figs. 8, 9; Tables 3—10). Some of the experimental results point to the possibility that even all the seven variant clones were different (Tables 3—9). The mutation frequency may be considered as fairly high. The seven clones concerned were selected from 404 potato individuals in the years 1951—53. In addition to the aberrations observed in the present study other mutations were established in the F_1 generation concerned, too *(cf.* POHJAKALLIO and KARHUVAARA 1960). Although most of the mutations were detected shortly after hybridization, mutants were in some cases also found in much later vegetative F_1 generations.

The number of somatic mutations that arouse in the F_1 plants studied was obviously notably higher than the number of the mutants isolated. One of the reasons for this is the fact that many of the aberrations are so slight that they remain unobserved *(cf., e.g.,* HEIKEN 1960).

In studying the rhythm of development, the growing time proper of the haulms has proved to be a very useful unit of measurement (Table 4). In addition, the rhythm of development manifested itself in various ways during the growing season; *e.g.,* in the rate of emergence and earliness of flowering, as well as in the amounts of the haulm, stolon and tuber yields at both liftings. With the aid of these determinations it was possible to complete essentially the picture of the growth and development of the clones.

The weather conditions of the growing season in 1954 were fairly favourable for the growth of the potato *(cf. p.* 70). The growth of the F_1 clones was not interrupted by frost until the beginning of October. In these conditions, among other things, the long growing time of the two latest clones (V 4 and V 5) manifested itself very clearly. On the basis of experimental results achieved at Viik, LAURILA (1957) came to a similar conclusion about the rhythm of development of these two variant clones. The white-tubered V 5 clone (Laurila, the 1 395 clone) in the years 1951—53 gave a significantly more abundant tuber yield than the unmutated SP 4 clone (Laurila, the 1 396 clone). On the other hand, the tuber yield of the V 4 clone (Laurila, the 1 392 clone) in the same three-year test remained rather small; in addition, the dry matter content in

the tuber yield of the V 4 (1 392) clone was significantly lower than that of both the V 5 (1 395) and the SP 4 (1 396) clones. The experimental results of Laurila mentioned above thus strengthen the opinion that among the variant clones investigated in the present study, the V 4 and V 5 clones deviate clearly both from the original type SP 4 clone and from one another as regards rhythm of development.

Further light on the nature of the somatic mutations established in the F_1 plants concerned was obtained by studying the experimental results of POHJAKALLIO *et al.* (1957); in these experiments the photoperiodism of some of the nine F_1 clones examined in the present study was investigated. According to these investigations a long day retarded the development of the V 4 (POHJAKALLIO *et al.*, clones 7 and 8) and V 5 (clone 10) clones most; retardation of the SP 2 (clones 2 and 3), SP 3 (clone 1), V 1 (clone 5) and V 3 (clone 6) clones was, on the other hand, clearly less. Accordingly, the V 4 and V 5 clones proved to be more pronounced short-day types than the other four F_1 clones investigated. On the basis of this it appears probable that, especially in the case of the two first-mentioned clones, somatic mutations have changed the clones towards the short-day type characteristic of their maternal parent *S. demissum* (*cf.* POHJAKALLIO and KARHUVAARA 1960). The V 4 and V 5 clones may thus be considered to correspond to the bolter types occurring relatively often in *S. tuberosum* (*cf., e.g.,* HAWKES 1947, HEIKEN 1960).

According to the experimental results obtained in the present study, the V 1, V 2 and V 3 clones proved to be slightly later than the normal type SP 4 clone with regard to their rhythm of development (Tables 3—9). In the purple-tubered F_1 clones, on the contrary, no significant retardation of development was established. In comparing the rythm of development of the five white-tubered and the three virus-free SP clones (Table 11), it appeared that the first-mentioned group on the basis of significant differences deviated clearly from the SP clones towards the bolter type. The abundant flowering and the virus-resistance of the V clones further support this opinion (*cf., e.g.,* SWAMINATHAN and HOWARD 1953, p. 147, HEIKEN 1960).

As is evident from Tables 3—9, the V clones represent bolter types of different degrees: the V 1, V 2, and V 3 differ only slightly from the normal type, while the V 5 clone and especially the V 4 clone are pronounced bolters. This statement is in agreement with the findings of other investigators who found bolters of various degrees in *S. tuberosum*, too (*cf., e.g.,* YARWOOD 1946, STANTON 1952, HEIKEN 1960). However, the V clones deviated from the bolters isolated in the commonly cultivated potato, among other things by the fact that their anthocyanin colouring was weaker than normal (Plate, Figs. 8, 9,). The colouring of the bolters of *S. tuberosum*, on the contrary, is found to be more vivid than that of the normal type (REILING 1927, MANNER 1943, M'INTOSH 1945, HEIKEN 1958, 1960).

The special features characteristic of the white-tubered F_1 clones (reduced anthocyanin pigmentation, virus-resistance, abundant flowering and retarded rhythm of development) were completely linked with each other. This indicates that the characters mentioned were probably caused by mutation in one hereditary factor, or in a few such factors closely linked with one another. In addition to this, some other correlations established in the virus-free clone material (Tables 12 and 13) similarly point to the possibility of pleiotropy and linkage of genes.

The growing time proper of the haulms of the virus-free clones was found to be correlated with the height, as well as with the fresh and dry matter yields and the dry matter content of the haulms at the end of July, and also with the stolon yields at both liftings (Table 12).

In addition, the correlation coefficients calculated between the growing time proper of the haulms and the amount and the dry matter content of the tuber yield at the second lifting were relatively high, although not statistically significant (Table 12). It is obvious that in most summers the very late potato clones are not able to form big tuber yields in Finland; thus in most cases in our conditions the correlation concerned cannot occur as a linear one. Anyhow, the virus-free purple and white-tubered clones deviated significantly from each other in these respects in the favourable growing season in 1954 (Table 11). The investigations of LAURILA and ANTILA (1956) and POHJAKALLIO *et al.* (1957) also strengthen the opinion that these properties are, at least to some extent, linked with each other.

In correlation studies it was found, in general, that in the calculations in which the virus-diseased SP 1 clone was included, more statistically significant results were obtained than in calculations without the SP 1 clone (Tables 11 and 12). This may be due to the fact that the virus altered some of the properties of the potato (rate of emergence, earliness of flowering, growing time proper of the haulms, haulm yield, stolon formation, time of tuber formation) in an opposite direction to variations due to somatic mutations (Tables 3—9).

In the clone material investigated correlations were also ascertained in the anthocyanin pigmentation of certain organs. A very distinct correlation was found on examining the colour of the superficial tissues of the tubers, stem and stolon internodes and leaves (Plate, Figs. 8, 9).

As to the colouring of the tuber, the purple-tubered F_1 clones represented a combination of the properties of both parental species. In the outer cortical cells of the tubers kept in light, purple anthocyanin was formed. In this respect, the SP clones resembled their maternal parent *S. demissum*. Similarly, the periderm also contained anthocyanin, as in the paternal parent, the Rosafolia variety. The red periderm colour characteristic of the Rosafolia was, however, altered to purple, obviously owing to the hereditary factors inherited from *S. demissum*.

In contrast, the periderm of the mutant V clones was, for the most part, devoid of pigment. The outer cortical cells, however, were unaffected by the mutation: purple anthocyanin was formed in them after the tubers had been exposed to light.

The simultaneous disappearance of anthocyanin from both the periderm and the epidermis in consequence of mutation, as well as the restoration of colour in these tissues as a result of backcross, indicates that these tissues are homologous with each other. The periderm is thus, for the most part, built up from the epidermis. This conclusion concords with the opinion of ASSEYEVA (1930) and DORST (1952), who claim that the tuber periderm in *S. tuberosum* is chiefly formed by the epidermis.

The flower colour of the F_1 clones investigated did not seem to be linked with the colouration of the epidermis and of the periderm, but varied irrespectively of them (Table 10). With their pale blue flower colour the SP 2, SP 3 and V 5 clones deviated distinctly from the SP 4 and V 4 clones, as well from the maternal parent *S. demissum*, whose flower colour was bluish violet. In this case the mutation had not altered the character of the F_1 generation towards the maternal parent; consequently, the variation in the flower colour did not seem to be linked with the genetically controlled rate of vegetative development, either.

Mutants for flower colour have been frequently recorded in *S. tuberosum;* these mutations in most cases change the coloured flower to a white one *(cf., e.g.,* HEIKEN 1960, p. 51). The opinions of different authors about the genes affecting the flower colour and the relations for colour between different parts of the potato seem to be contradictory *(cf., e.g.,* SWAMINATHAN and HOWARD 1953, p. 134). The reason for the

lack of correlation between the colour of the flower and of the epidermis (periderm) in the potato may be explained — at least in some cases — according to the findings of SATINA and BLAKESLEE (1941): these workers stated that the initiation and development of petals in *Datura stramonium* depends primarily on the second germ layer.

Characteristic of the structure of the growing point of the shoot of higher plants, and of the shoot arising from this point, is the manner of organization of the histogens (*cf.*, *e.g.*, HAYWARD 1938, p. 65). In the shoot apex, one or some more of the surface layers divide only anticlinally, resulting in a relatively great independence of the outer apical layers. Hence, when a mutation occurs in any such layer, only a certain tissue or tissues derived from such a layer will contain the mutation; further, a shoot arising from the mutated area will often be of periclinal type (*e.g.*, ASSEYEVA 1930, DERMEN 1947, HAAN 1952, BERGANN 1955).

The disappearance of anthocyanin from the epidermis and the tuber periderm pointed to the possibility that the white-tubered F_1 clones might be periclinal chimaeras. The histogenetical structure of the V clones was examined by the aid of the eye-removing method (Figs. 4—7). In these investigations it appeared that the somatic mutation that had caused the disappearance of the anthocyanin from the tuber periderm, had affected the internal tissues of the tubers in a similar way, too. Thus it is probable that the white-tubered clones are not periclinal chimaeras. Similar results were also obtained from the eye-removing experiments with the purple-tubered F_1 clones, as well as with the paternal parent, the Rosafolia variety.

In order to elucidate the nature of the hereditary change that caused the disappearance of anthocyanin from the epidermis (periderm), the sexually produced descendants of the F_1 plants were investigated, too. Owing to the total pollen sterility of the F_1 clones and to other difficulties met with in the crosses, only the backcrossing of the F_1 plants to the paternal parent gave any viable seed. As a result of the cross made between the white-tubered F_1 clones and the Rosafolia variety, anthocyanin pigment was restored in the tuber periderm, as well as in the epidermis of the plants of the first backcross generation. On the basis of these observations it was not, however, possible to draw conclusions about the eventual effect of the mutation concerned on the germ tract of the V clones. In order to study this problem more closely, it would have been necessary to investigate a greater number of sexually raised descendants of the F_1 plants; this investigation was hampered, however, mainly by the total pollen sterility of the F_1 clones (Table 15).

The pollen sterility of the F_1 clones was, for the major part, obviously due to the several irregularities occurring in the meiosis (Figs. 11, 13, 14, 16, 17; Table 14; *cf.* SCHNELL 1948). In this respect the F_1 generation studied much resembled the paternal parent, *S. tuberosum*. *E.g.*, at the second meiotic division of the F_1 clones metaphase plates with 60 chromosomes were found (Fig. 16); these are considered to have been formed by restitution nucleus formation or by the fusion of two second metaphase plates. In *S. tuberosum*, corresponding second metaphase plates with 48 chromosomes have been described, too (cf. FUKUDA 1927, HEYN 1930, BLEIER 1931, MEURMAN and RANCKEN 1932, ELLISON 1936).

Various abnormalities were observed in the meiosis of the Rosafolia potato (Table 14). Nevertheless, the proportion of fertile pollen from this variety was relatively high (Table 15; *cf.* HEYN 1930, p. 152). The percentage of fertile pollen in the maternal parent, *S. demissum*, proved to be still higher, the meiosis of this species being very regular (cf. SMITH 1927, LONGLEY and CLARK 1930, SCHNELL 1948, COOPER and HOWARD 1952).

As to the variation in chromosome number in *S. demissum* and *S. tuberosum*, endopolyploidy has also been established in the commonly cultivated potato as in many other organisms. Cells containing 4 n (96) chromosomes have been observed, *e.g.*, in the cortical cells of the root (Rybin 1930), in the tubers (Fenzl and Tschermak-Wöss 1954) and in the stem (*e.g.*, Steineck and Czeika 1956). In the present study the root and shoot tip meristems with undifferentiated cells were investigated. The chromosome number of the F_1 clones proved to be normal (60), and, further, no structural changes in the chromosomes could be detected. The same result was obtained in the study of the meiotic chromosomes. Thus the physical nature of the mutations which arose in the F_1 clones examined could not be discerned in the chromosome research carried out in the present study.

CONCLUSIONS

On the basis of the experimental results reported above the following conclusions can be drawn.

1. Vegetative variation of a permanent nature was established in the asexually raised progeny of an F_1 plant descended from the interspecific hybridization *Solanum demissum* Lindl. × *S. tuberosum* L. (Rosafolia).

2. The variation established in one case was due to a potato virus disease; this made the development of the clone very rapid.

3. The major part of the variation, however, was due to somatic mutations manifesting their effect in changes of many different characters. The colouration of the tubers, stems, stolons, and leaves was changed; the flower colour was found to vary as well. The rhythm of development, on the whole, became slower. The mutation frequency was notably high.

4. The white-tubered F_1 clones, especially the V 4 and V 5, were obvious bolter types. Somatic mutations had altered them towards a short-day type characteristic of the maternal parent, *S. demissum;* in addition, they had become virus-resistant, too.

5. In the virus-free F_1 clones correlations were ascertained between the growing time proper of the haulms on one hand, and between the haulm and stolon yields on the other. In addition, the virus- free purple and white-tubered clones deviated from each other significantly on the basis of the amount and dry matter content of the tuber yield at the second lifting. The correlation coefficients, on the whole, proved to be statistically more significant when the calculations comprised all the F_1 clones than when the estimation was made on the basis of the experimental results of the virus-free clones alone.

6. The change of tuber colour from purple to white was based on the disappearance of anthocyanin from the periderm. At the same time anthocyanin disappeared from the epidermis of the stem and stolon internodes and from that of the leaves, too. On the basis of their colouration the periderm and the epidermis proved to be homologous cell tissues.

7. The variation of the flower colour was linked neither with variation in the pigmentation of the epidermis (periderm) nor with variation in the rhythm of development.

8. The potato plants grown from adventitious buds developed from the internal tissues of the white mutant tubers also formed white tubers. This indicated that the white-tubered F_1 clones were not periclinal chimaeras.

9. The backcross of the white-tubered mutant plants with the Rosafolia variety (coloured periderm) resulted in the progeny plants having anthocyanin in the periderm of their tubers; at the same time anthocyanin was restored in the epidermis, too.

10. The 2n chromosome number of the F_1 clones was established as 60. No structural changes were observed in the chromosomes.

11. In both meiotic divisions of the PMC of the F_1 plants various irregularities were observed, including the presence of second metaphase plants containing the unreduced chromosome number (60). No differences were established between the F_1 clones as regards the meiosis.

12. The parental species formed fertile pollen abundantly. The pollen of the F_1 plants, on the contrary, was sterile, consisting of monads, dyads, triads, and tetrads that were empty or contained dead cytoplasm.